Эдвард Осборн Уилсон
Эусоциальность. Люди, муравьи, голые землекопы и другие общественные животные



Текст предоставлен правообладателем
http://www.litres.ru/pages/biblio_book/?art=48504413
«Эусоциальность: Люди, муравьи, голые землекопы и другие общественные животные / Эдвард Уилсон»: Альпина нон-фикшн; Москва; 2020
ISBN 978-5-0013-9192-0

Аннотация

Из всех животных, когда либо существовавших на Земле, лишь один вид достиг человеческого уровня интеллекта и социальной организации – это мы, люди. Почему? Единственный способ ответить на этот вопрос знаменитый биолог Эдвард Уилсон видит в исследовании эволюционной истории различных животных. Ученый насчитывает по крайней мере 17 так называемых эусоциальных видов – от голых землекопов и раков-щелкунов до ос и короедов, обладающих развитыми сообществами, основанными на альтруизме, сотрудничестве и разделении труда.

Именно эти немногочисленные виды, как считает Уилсон, демонстрируют предысторию человеческих социальных моделей.

«Эусоциальность» – новаторская работа в области эволюционной теории, написанная доступным языком и наполненная интересными наблюдениями, которая заставляет читателя многое переосмыслить.

Уилсон сосредотачивает внимание не на устройстве нашего мозга, а на истинном, по его мнению, источнике нашего превосходства над другими видами – способности к совместному труду.

Эдвард Уилсон
Эусоциальность
Люди, муравьи, голые землекопы и другие общественные животные

Переводчик *Максим Исаков*

Научный редактор *Елена Ванисова, канд. биол. наук*
Редактор *Антон Никольский*
Руководитель проекта *А. Тарасова*
Корректоры *О. Петрова, Е. Сметанникова*
Компьютерная верстка *А. Фоминов*
Арт-директор *Ю. Буга*

Иллюстрация на обложке Legion-Media

* * *

Издание подготовлено в партнерстве с Фондом некоммерческих инициатив «Траектория» (при финансовой поддержке Н.В. Каторжнова).



Фонд поддержки научных, образовательных и культурных инициатив «Траектория» (www.traektoriafdn.ru) создан в 2015 году. Программы фонда направлены на стимулирование интереса к науке и научным исследованиям, реализацию образовательных программ, повышение интеллектуального уровня и творческого потенциала молодежи, повышение конкурентоспособности отечественных науки и образования, популяризацию науки и культуры, продвижение идей сохранения культурного наследия. Фонд организует образовательные и научно-популярные мероприятия по всей России, способствует созданию успешных практик взаимодействия внутри образовательного и научного сообщества.

В рамках издательского проекта Фонд «Траектория» поддерживает издание лучших образцов российской и зарубежной научно-популярной литературы.

Предисловие

Все вопросы философии, имеющие отношение к человеку, сводятся к трем: что мы такое, что нас создало и чем мы желаем стать. Третий и важнейший из них – вопрос о будущем, к которому мы стремимся, – требует точного ответа на первые два. Философам пока не удалось сформулировать убедительных ответов на эти два вопроса, затрагивающие

далекое прошлое человечества и времена, когда людей еще не было, а потому и на третий вопрос – о будущем человека – они тоже не могут ответить.

Я много лет занимаюсь изучением биологии социального поведения животных и человека и полагаю, что сумел определить причины, не позволяющие даже величайшим мыслителям разрешить эти экзистенциальные вопросы интроспективными методами, и, главное, объяснить, почему эти вопросы становятся легкой мишенью для религиозных и политических догматиков. Основная причина в том, что, несмотря на экспоненциальный рост науки и сопутствующей ей технологии (объем знаний удваивается раз в десятилетие или несколько десятков лет, в зависимости от конкретной дисциплины), они лишь недавно обратились к строго научному и последовательному изучению бытия человека.

На протяжении большей части истории человечества эти вопросы были полностью подчинены традиционным религиям. Отвечая на них, религиозные деятели излишне не утруждались: боги создали Землю и людей, которым потом объяснили, как они должны себя вести.

Почему современный человек продолжает верить в ту или иную сказку, выбирая из более чем 4000 известных верований? Дело в трибализме. Далее я покажу, что трибализм стал следствием развития человечества. Любые традиционные и вообще организованные религии, равно как и религиоподобные идеологии, определяют племя – группу людей, объединенных тесными взаимосвязями и конкретной религиозной историей, яркие, подчас фантастические события и моральные наставления которой принято считать незыблемыми, а главное, более истинными, чем все описанное в прочих, конкурирующих, повествованиях. Эта история внушает членам племени чувство особого статуса – не только среди жителей этой планеты, но и в любом из миров в триллионах галактик наблюдаемой Вселенной.

А важнее всего то, что безграничная вера – это цена сделки за гарантированное личное бессмертие.

Чарльз Дарвин в книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) высказал предположение о том, что человечество восходит к африканским приматам, и ввел вопросы бытия человека в сферу интересов науки. Современников Дарвина такая гипотеза шокировала; многие и сейчас не готовы ее принять, однако мы располагаем множеством свидетельств, которые ее подтверждают. Как именно происходил великий переход от обезьяны к человеку, нам удалось значительно лучше разобраться со времен Дарвина, главным образом благодаря совместным усилиям исследователей, работающих в области пяти современных наук: палеонтологии, антропологии, психологии, эволюционной биологии и нейробиологии. Труды этих ученых дают все более четкую картину подлинной истории сотворения человека. Сегодня мы знаем очень многое о том, когда и как зародилось человечество.

История сотворения человека, опирающаяся на факты, оказалась весьма далека не только от представлений теологов, но и от идей большинства ученых и философов прошлого. Она соотносится с историями других родов, не относящихся к роду *Homo* , для 17 из которых характерны развитые сообщества, строящиеся на альтруизме и кооперации. О них и пойдет речь далее.

В конце этой книги мы рассмотрим проблему, непосредственно связанную со всем описанным выше и за которую ученые принялись лишь недавно. Какая сила создала нас? Чем именно можно заменить богов? Эти вопросы остаются предметом споров для многих ученых. Я попытаюсь ответить на них честно и непредвзято.

1
В поисках ответов на вечные вопросы

Выживание человечества в долгосрочной перспективе зависит от полноты и корректности нашего самопознания – не только последних 3000 лет писаной истории, 10 000 лет цивилизации, возникшей в ходе Неолитической революции, но всей нашей истории – 200

000 лет, прошедших со времени появления полностью сформировавшихся *Homo sapiens* .

Знания о том, что происходило миллионы лет назад, – об истории предков человека – тоже важны. С таким уровнем самопознания мы сможем наконец с уверенностью ответить на важнейший вопрос философии: какая сила создала нас, что именно сыграло роль богов наших предков?

Сейчас мы определенно можем утверждать следующее: все части тела и разум человека имеют физическую основу, подчиняющуюся законам физики и химии. И все они, согласно накопленным нами научным данным, возникли в результате эволюции путем естественного отбора.

Еще несколько основных моментов: эволюция – это изменение частоты гена в популяции того или иного вида. Вид определяется (хотя это определение часто неидеально) как популяция (или набор популяций), члены которой (которых) способны свободно скрещиваться друг с другом в естественных условиях.

Единица генетической эволюции – это ген или набор генов. Естественный отбор нацелен на среду, в которой отбор производится в пользу одной из форм данного гена (называемой аллелем) и в ущерб другим его формам (прочим аллелям).

При биологической организации сообществ естественный отбор всегда был многоуровневым. За исключением «суперорганизмов», в частности некоторых видов муравьев и термитов, у которых есть подчиненные особи, формирующие стерильный рабочий класс, каждый член популяции конкурирует с другими ее членами за ранг, доступ к половым партнерам и общим ресурсам. Одновременно естественный отбор действует на уровне группы, оказывая влияние на то, насколько успешно группа конкурирует с другими группами. Формируют ли особи группы в принципе и как они это делают, возрастает ли сложность группы, а также результаты таких изменений – все это определяется генами членов группы и средой, в которой находится группа. Чтобы разобраться, как законы эволюции одновременно работают на двух уровнях, рассмотрим для начала оба эти уровня. Биологической эволюцией обычно называют любое изменение генетического состава популяции. Популяция состоит из свободно скрещивающихся особей – это либо весь вид, либо его географический сегмент. Свободно скрещивающиеся в естественных условиях особи составляют вид. Европейцы, африканцы и азиаты свободно скрещиваются между собой (если для этого нет культурных препятствий), поэтому все мы относимся к одному виду. Львы и тигры могут скрещиваться в неволе, однако в естественных условиях этого не происходит (ранее они обитали в непосредственной близости друг от друга на юге Азии). Поэтому они считаются разными видами.

Естественный отбор как движущая сила индивидуального и группового отбора описывается одной фразой: *мутация предполагает, среда располагает* . Мутации – это случайные изменения генов в популяции. Они могут возникать, во-первых, как изменение последовательности нуклеотидов в участках ДНК – конкретных генах, во-вторых, как изменение числа копий генов в хромосомах и, в-третьих, как изменение расположения генов в хромосомах. Если предписываемые мутацией признаки оказываются относительно выгодными для выживания и размножения в данной среде, то мутантный ген будет распространяться в популяции. С другой стороны, если такие признаки оказываются относительно невыгодными в данной среде, мутантный ген будет обладать очень низкой частотой встречаемости или вовсе исчезнет.

Возьмем простой пример (учтем, однако, что в реальности ни один пример не будет настолько простым). Представим некую популяцию птиц, где у 80 % особей глаза зеленые, а у 20 % – красные. Далее, у птиц с зелеными глазами более низкая смертность, и поэтому у них больше потомства в каждом поколении. В результате в следующем поколении в нашей популяции уже 90 % особей с зелеными глазами против 10 % – с красными. Произошла эволюция путем естественного отбора.

Для понимания сущности эволюционного процесса необходимо дать научно обоснованный ответ на два неизбежно возникающих вопроса. Во-первых, для любого

измеримого изменения некоторого признака (размер, цвет, личностные качества, интеллект, культурные характеристики) каким было влияние наследственности, а каким – среды? Не существует признаков, формирующихся под влиянием только наследственности или только среды. Вместо этого мы говорим о наследуемости как мере изменчивости в определенной популяции за определенное время. Цвет глаз почти полностью определяется наследственностью. Можно сказать, что цвет глаз передается «по наследству», или «генетически». Цвет кожи, напротив, имеет не такую выраженную, хотя и высокую наследуемость; он зависит как от генов, так и от инсоляции и наличия или отсутствия средств защиты от солнца. Личностные качества и интеллект обладают средней наследуемостью. Добрый гений-экстраверт может появиться у бедных родителей с низким уровнем образования, а в семье с хорошим достатком и общественным положением – злонравный болван. Для здорового общества ключевое значение имеет обучение, отвечающее потребностям и возможностям всех его членов.

Достаточно ли генетических (обладающих высокой наследуемостью) различий между человеческими расами, чтобы считать их отдельными популяциями или, вернее, субпопуляциями? Я поднял эту тему потому, что вопросы расы – это «минное поле», по которому до сих пор безуспешно блуждают политики – и левые, и правые. Решить проблему можно, надо только обогнуть «минное поле» и выйти на плодородную рациональную почву. Расы определяются как популяции, а потому деление между ними почти всегда условное. Деление на расы практически бессмысленно, за исключением случаев, когда популяция существует отдельно от других, в изоляции. Дело в том, что изменение генетических признаков среди представителей вида в пределах всего ареала почти всегда происходит несогласованно. Например, размеры тела могут изменяться с севера на юг, цвет – с востока на запад, а пищевые предпочтения и «узоры в горошек» могут вообще быть различными у каждого представителя вида. И так далее до бесконечности по всем прочим генетическим признакам, пока реальный шаблон географической изменчивости не поделится неизбежно на большое количество малых «рас».

Ученые уже не рассматривают эволюцию в качестве теории. Она является достоверно установленным фактом. А естественный отбор в ходе случайных мутаций – это сила, направляющая эволюцию, что подтверждается полевыми наблюдениями и экспериментами

В любой популяции всегда происходит эволюция. В некоторых случаях ее темп достаточно высок для того, чтобы создавать новый вид за одно поколение. В других случаях она идет настолько медленно, что характерные признаки вида остаются почти неизменными в сравнении с далекими предками ныне живущих особей. Такие «медлительные» виды иногда называют «реликтами» или «живыми ископаемыми».

Примером относительно быстрой эволюции был рост мозга у гоминид: с 900 см3 у *Homo habilis* до 1400 см3 у их потомков – *Homo sapiens*. Напротив, виды цикад и крокодилов по большинству признаков почти не изменились за последние 100 млн лет. Поэтому их обоснованно называют «живыми ископаемыми».

Теперь рассмотрим вопрос социобиологии, имеющий принципиальное значение для понимания эволюции биологической организации. Это фенотипическая пластичность, то есть объем изменчивости фенотипа (совокупности признаков, предписываемых генотипом), определяющийся средовыми различиями. Тип и пределы пластичности, поскольку они также являются генетическими признаками, тоже могут эволюционировать. В одной из крайних точек предписывающие пластичность гены могут определяться естественным отбором, допуская только один признак из множества возможных, например цвет глаз, наследуемый конкретным человеком. В другой точке пластичность также может эволюционировать, порождая множество возможных исходов, соответствующих тем вызовам, которые ставит перед видом среда.

В этом случае фенотипическая пластичность все равно предписывает строго

генетическое правило, например: *ешь свежую еду, избегай испортившихся продуктов* (если только ты не падальная муха или стервятник).

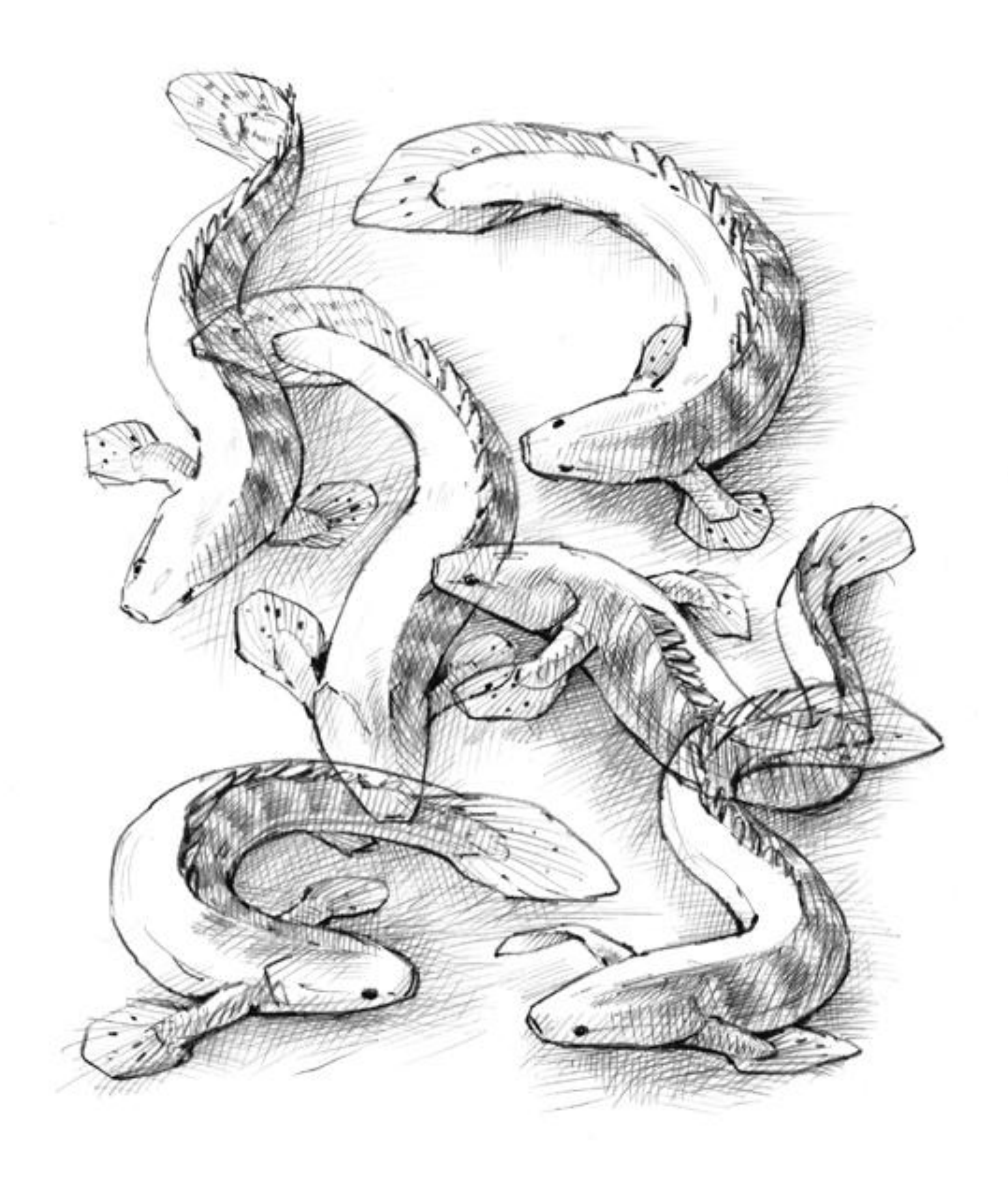
Запрограммированная фенотипическая пластичность может иметь гораздо больше нюансов, чем способно передать любое краткое определение. Например, генотип представителей вида может измениться таким образом, чтобы предписывать то, что психологи называют подготовленным обучением, – склонность к тому, чтобы быстро учиться и отвечать на определенные стимулы сильнее в сравнении с другими подобными стимулами. Здесь часто используется термин «импринтинг». Детеныш может за один раз запомнить определенную форму или запах из множества ему подобных и впоследствии давать нужную реакцию только на него. Вылупившиеся гусята могут привязываться не только к своей матери-гусыне, а к первому увиденному ими быстро движущемуся объекту. Новорожденная антилопа запечатлевает по запаху свою мать, а та, в свою очередь, тоже реагирует на запах своего детеныша. Муравей запоминает запах своей колонии в течение нескольких дней – от вылупления из яйца до полного созревания – и сохраняет лояльность к своей колонии до конца жизни. Если рабочий муравей, будучи еще несозревшей куколкой, оказывается захвачен муравьями-рабовладельцами, то происходит импринтинг запаха чужой колонии, и муравей будет атаковать своих сестер по колонии, в которой появился на свет.

Крайне важным примером фенотипической пластичности является нильский бишир (*Polypterus bichir*) – один из видов рыб, имеющих два органа дыхания и способных выбираться из воды и ползать по суше. Бишир и другие двоякодышащие рыбы часто упоминаются как близкие родственники животных, вышедших из воды на сушу около 400 млн лет назад, в палеозойскую эру, и впоследствии эволюционировавших в наземных амфибий. Другими словами, это та эволюционная линия, что перешла из одного мира в другой. Серия экспериментов, недавно проведенных исследовательской группой Эмили Станден из Университета Оттавы, добавляет достоверности этому сценарию. Исследователи восемь месяцев содержали только что вылупившихся мальков бишира на суше, после чего сравнивали их с другими биширами, выращенными в воде. Выросшие на суше биширы ползали более быстро и ловко, чем выросшие в воде. Они держали голову выше и меньше размахивали хвостом. Изменилась даже их анатомия: кости в передней части тела росли так, что плавники стали лучше исполнять функцию ног.

Пример этого и других ныне живущих видов показывает, как пластичная экспрессия генов в анатомии и поведении может облегчать значительные адаптационные перемены – и вполне могла делать то же самое в ситуации главных эволюционных переходов.

Соответственно, если следовать этой логике, разделение на касты среди муравьев и термитов было достигнуто эволюцией за счет предельных форм фенотипической пластичности. Такое открытие сделал Дарвин, и, по его словам, именно оно помогло сформулировать теорию эволюции путем естественного отбора. Рабочие муравьи – значительно измененные стерильные самки – весьма озадачили великого натуралиста. В «Происхождении видов» он пишет: «Я не стану останавливаться здесь на этих различных случаях и ограничусь разбором одной особой трудности, которая сначала казалась мне непреодолимой и действительно роковою для всей теории. Я имею в виду бесполых, или стерильных, самок в сообществах насекомых, ибо эти бесполые особи нередко очень сильно отличаются по инстинкту и строению как от самцов, так и фертильных самок и, будучи стерильными, не могут производить себе подобных»[1].

[1] Дарвин Ч. Происхождение видов. – М.: АСТ, 2017.



Нильский бишир (Polypterus bichir) — двоякодышащая рыба, способная модифицировать свои плавники и поведение, приспосабливаясь в ходе жизни одной особи к обитанию на суше или в воде. Этот пример часто используют для пояснения того, как именно могло происходить покорение суши древними позвоночными, в том числе нашими очень далекими предками

Идея, представленная Дарвином в «Происхождении видов», – это первое упоминание понятия об эволюции пластичности генов. В этой работе также впервые вводится теория группового отбора, при котором под действием наследственных признаков происходит расширенная социальная эволюция целых колоний, а не только отдельных особей внутри колоний, которые (колонии), в свою очередь, становятся целью естественного отбора:

> Однако эта трудность, хотя и кажется непреодолимой, уменьшается и, по моему мнению, даже совершенно исчезает, если вспомнить, что отбор может быть применен к семье так же, как и к отдельной особи, и привести к желательной цели. Так, обладающий приятным вкусом овощ оказывается в котле и погибает; но овощевод сеет семена того же вида и ожидает получить примерно такой же урожай… Отсюда мы должны заключить, что слабые модификации в строении и в инстинкте, стоящие в связи со стерильностью некоторых членов сообщества, оказались полезными: фертильные самки и самцы благодаря этому процветали и, в свою очередь, передали своим размножающимся потомкам склонность производить стерильных особей с теми же модификациями. Этот процесс должен был повторяться много раз, прежде чем образовалось это удивительное различие между фертильными и стерильными самками одного и того же вида, которое мы наблюдаем у многих социальных насекомых[2].

Дарвин предвосхитил открытие этих двух процессов – контролируемой пластичности в экспрессии генов и группового отбора – и создал теорию эволюции путем естественного отбора. Далее я продемонстрирую, как все это приводит нас к современному пониманию величайших достижений эволюции, в том числе происхождения сообществ и нашего места в мире.

2
Великие эволюционные переходы

Биологическая история Земли началась со спонтанного возникновения жизни, которая развивалась миллиарды лет в процессе формирования клеток, органов и организмов и в ходе последнего этапа – относительно короткого, он начался около 2–3 млн лет назад – создала вид, способный разобраться в том, как все это происходило. Человечество, наделенное постоянно развивающимся языком и силой абстрактного мышления, сумело отчетливо представить себе этапы, приведшие к появлению человека. Эти этапы называют «великими эволюционными переходами». Вот они:

1. Возникновение жизни.
2. Появление сложных (эукариотических) клеток.
3. Возникновение полового размножения, что создало условия для управляемой системы обмена ДНК и воспроизводства видов.
4. Появление организмов, состоящих из множества клеток.
5. Возникновение сообществ.
6. Возникновение языка.

В наших с вами телах есть следы каждого из этих великих переходов; история жизни записана в нас. Первыми появились микробы, представленные современными видами бактерий, обитающих в нашем пищеварительном тракте и других органах, – численность этих микроорганизмов в 10 раз выше, чем клеток, несущих нашу собственную ДНК. Далее идут генетически-человеческие клетки, предки которых были созданы путем слияния микробных клеток, впоследствии трансформировавшихся в митохондрии, рибосомы, ядерные оболочки и другие компоненты, обеспечивающие эффективную работу современных клеточных формаций. Эти клетки называют эукариотическими, отличая их от прокариотических клеток бактерий. Следующими в нашем личном телесном «учебнике истории» идут составленные из массы эукариотических клеток органы – первыми их обладателями стали медузы и губки, обитавшие в древних морях. Далее – человеческая личность, запрограммированная на формирование сообществ, организуемых посредством

---

[2] Дарвин Ч. Происхождение видов. – М.: АСТ, 2017.

сложного сочетания языка, инстинкта и социального опыта. И вот мы стоим, ходим, а когда взволнованы – бегаем. Каким-то образом, не имея определенной цели, за 3,8 млрд лет мы во всей этой суматохе дошли до нашего нынешнего состояния и продолжаем нести в себе следы перипетий мутаций и естественного отбора – прямоходящие, двуногие, поддерживаемые костями мешки с соленой водицей, движимые системами управления, возникшими еще в эру рептилий. Многие химические соединения, циркулирующие в наших водянистых телах (на жидкости приходится 80 % от общей массы тела человека), примерно такие же, как и те, что наполняли воды древнего океана. Философия и литература зачастую все еще подпитываются широко распространенным представлением о том, что все доисторические и исторические события – каждый великий переход – служили для того, чтобы на Земле появились мы. Некоторые утверждают, что все, произошедшее за 3,8 млрд лет, с момента зарождения жизни, было предназначено исключительно для нас. Исход *Homo sapiens* из Африки и распространение по всему обитаемому миру якобы были неким образом предопределены. Нам было предначертано править этой планетой; обращаться с ней так, как мы пожелаем – наше неотчуждаемое право. Это заблуждение, как я полагаю, и определяет мировоззрение человечества.

Рассмотрим великие переходы более детально. Первый переход – это собственно возникновение жизни. Представить его наглядно непросто. Хотя в общих чертах это событие описано довольно точно, по части мелких деталей все еще есть неопределенность. Первые организмы на Земле, имевшие значительное сходство с бактериями и археями, самоорганизовались в воспроизводящиеся системы из практически бесконечного набора случайных комбинаций молекул, наполнявшего древний океан. Точное место обитания первых живых организмов неизвестно, однако специалисты склонны полагать, что, скорее всего, этим местом были подводные кратеры вулканов. Сейчас разломы земной коры на океаническом дне постоянно подогревают и перемешивают насыщенную химическими соединениями воду, то же самое происходило и в древних морях. Эта сложная смесь из потоков воды и пены с растворенными в них веществами создает физические и химические градиенты и служит естественной лабораторией для множества случайных «экспериментов» с молекулами.

Как все началось? Мы будем гораздо лучше понимать, где и как зародилась жизнь, когда биологам удастся создать ее из неживой материи – взять синтезированные в лаборатории соединения и сконструировать организмы, сравнимые с ныне живущими.

Мы узнаем еще больше, если найдем жизнь на других планетах, будь то далекие звездные системы или наша собственная. Одним из очевидных мест для поисков в Солнечной системе являются водоносные горизонты Марса, залегающие на глубине около 1 км. Осталось только до них докопаться! Вероятно, более многообещающим местом является покрытый толстым льдом океан Европы – одного из спутников Юпитера. Добраться до его вод можно благодаря глубоким разломам на поверхности. Если мы пробурим лед до жидкой воды, то сможем выяснить, что же там происходит. Инженерное решение подобного масштаба было недавно реализовано в ходе бурения толстого ледника в Антарктике, в результате чего ученые смогли получить образцы воды озера Восток, изолированного от внешнего мира в течение нескольких миллионов лет. Там было обнаружено удивительное многообразие организмов, сейчас ожидающих серьезного биологического исследования.

Также одним из первоочередных кандидатов является спутник Сатурна Энцелад, где жидкая вода может быть не только в подповерхностном океане – определенное количество, вероятно, собирается на поверхности в результате постоянных извержений. Вода немедленно испаряется и входит в состав кольца вокруг Сатурна, формируемого Энцеладом, но (возможно!) успевает на какое-то время сформировать водоемы. А там…

И создание искусственных организмов, и обнаружение внеземной жизни имели бы огромное значение для науки и дали мощный импульс ее развитию – эти события следовало бы назвать седьмым и восьмым великими переходами на этой планете.

Вторым важнейшим достижением эволюции стала трансформация клеток бактерий в

значительно более сложные эукариотические клетки – из них состоят собственно части наших тел. На этом этапе, около 1,5 млрд лет назад, клетки приобрели митохондрии, ядерные оболочки, рибосомы и другие органеллы – «маленькие органы», что главным образом происходило за счет захвата одних клеток другими. Ансамбль органелл добился более успешного разделения труда между элементами каждой клетки. Это достижение послужило началом для возникновения более крупных и сложных организмов.

Третьим переходом стало появление полового размножения – контролируемого и регулярного обмена ДНК между клетками, что обеспечило большую изменчивость в плане адаптации к среде. Тем самым было достигнуто ускорение эволюции.

Четвертым важнейшим переходом было соединение множества эукариотических клеток в многоклеточные организмы. Параллельно с увеличением числа органелл в каждой клетке происходило объединение схожих клеток, что сделало возможным возникновение специализированных органов и тканей и, как следствие, значительное расширение разнообразных форм и увеличение размеров живых существ. Основываясь на данных об известных ископаемых животных, мы можем заключить, что первые многоклеточные организмы, в том числе и предки всех видов животных, появились не позднее 600 млн лет назад.

Пятым переходом стало объединение отдельных организмов одного вида в группы. Кульминацией этого нового этапа стало возникновение эусоциальных групп, определяемых как группы с высоким уровнем кооперации и разделения труда, где некоторые специализированные особи размножались меньше, чем другие. Другими словами, эусоциальные виды практикуют альтруизм. Первые известные эусоциальные колонии появились у термитов, они относятся к нижнему мелу (около 200 млн лет назад). Примерно через 50 млн лет примеру термитов последовали муравьи, и эти две группы видов – термиты, питающиеся мертвыми растениями, и муравьи, потребляющие термитов и другую мелкую добычу, – впоследствии заняли доминирующее положение в мире насекомых. Среди африканских предков гоминин к эусоциальности первыми, скорее всего, пришли *Homo habilis* – не более 2 млн лет назад.

Предположительно кооперация между особями в группе возникала и эволюционировала посредством различных форм взаимодействия. Во-первых, есть родственный отбор, где действия особи способствуют выживанию и размножению родственников, не являющихся прямыми потомками. Чем ближе родство (например, родные братья и сестры в сравнении с двоюродными), тем сильнее влияние отбора. Даже если интересы альтруиста страдают, общие с родственником гены, носителем которых он является, все равно оказываются в более выгодном положении. Большинство людей скорее станут рисковать жизнью или имуществом ради родного брата, чем, например, четвероюродного. На первый взгляд, родственный отбор может способствовать развитию внутригруппового фаворитизма, но в определенных обстоятельствах он также должен помогать возникновению групп.

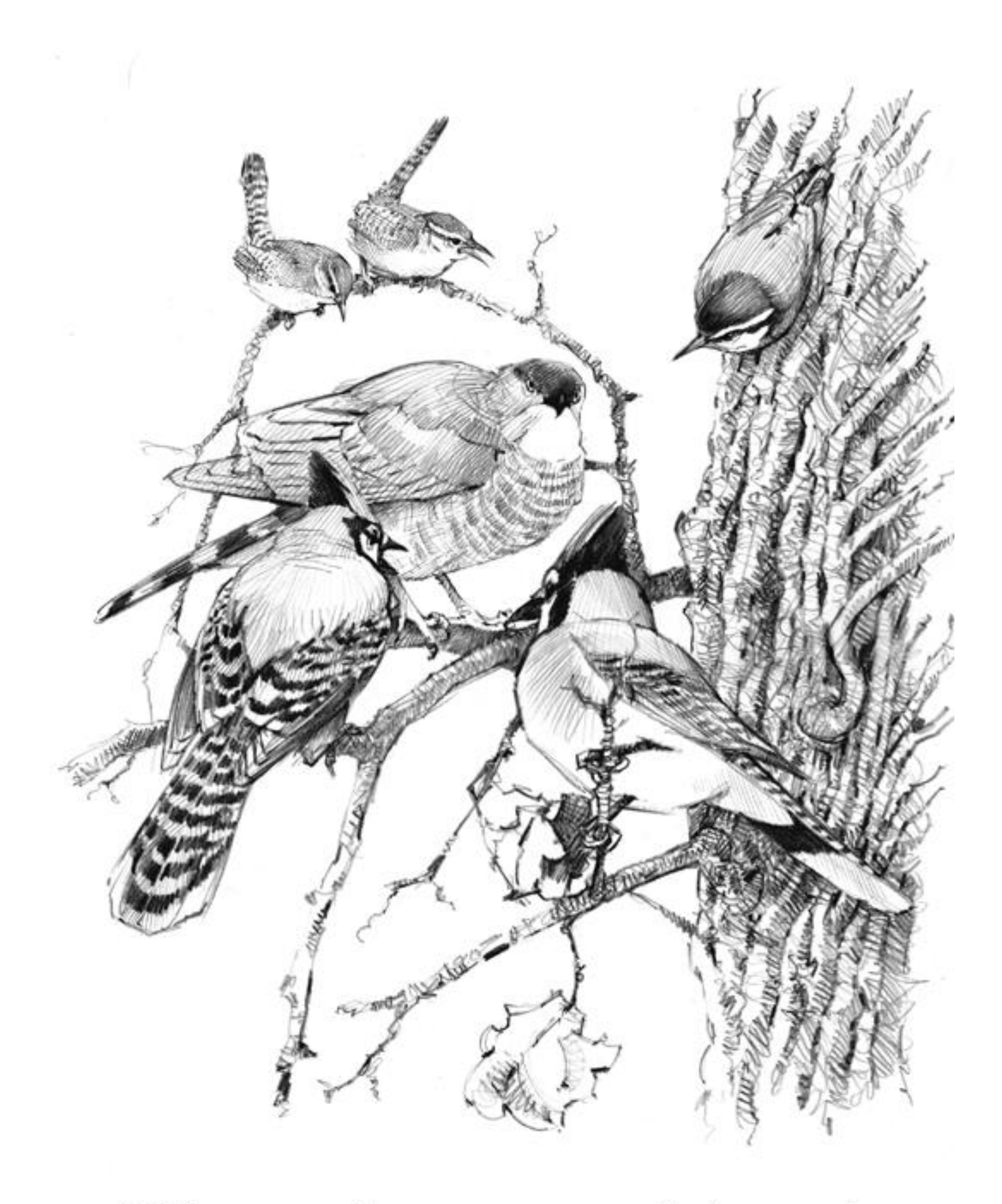
Второе явление, которое может способствовать возникновению кооперации, – это прямая реципрокность, то есть обмен между особями. Вóроны, верветки, шимпанзе, а также ряд других животных имеют предрасположенность к формированию групп в ситуациях, когда отдельные особи обнаруживают пищу и созывают членов группы к месту, где она обнаружена. Некоторые певчие птицы совместно с представителями своего вида (а иногда и других видов) могут беспокоить хищников и даже изгонять со своей территории ястребов и сов. Такое поведение называют моббингом.

Миллионы ныне живущих видов – наследники героев, переживших шесть эволюционных переходов, несущие в себе следы эволюции от одноклеточных бактерий до отдельных организмов и далее – к развитым языковым способностям человека, эмпатии и кооперации

Независимо от родства или индивидуальных компромиссов, кооперация может

запускаться под действием косвенной реципрокности – наличия для индивида преимуществ в том, чтобы присоединиться к группе лишь для того, чтобы реализовывать собственные интересы. Если отделить одного скворца от стаи, он будет добывать пищу практически так же, как делал бы это в стае. Однако в одиночку находить достаточное количество пищи ему будет значительно сложнее, особенно если у него есть птенцы. Кроме того, оставшись в одиночестве, он становится более легкой добычей для хищников. И наоборот, в группе шансы обнаружить богатый источник пищи гораздо выше, если хотя бы один из членов группы знает его местоположение; группа наверняка сможет быстрее заметить приближение хищника и поднять тревогу.

Всего за миг, по геологическим меркам, наш вид изобрел язык и совершил тем самым шестой великий переход. Я имею в виду настоящий язык – не мимику, позы или движения, ворчание, вздохи, улыбки, смех или другие паралингвистические сигналы, используемые большинством людей. И не «творческую трескотню» попугаев и ворон, не сладкие песни певчих птиц, не вой, рычание, рев или визг млекопитающих, независимо от того, насколько разнообразны или модулированы эти звуки.



Моббинг с целью нейтрализации хищника. Гнездящиеся рядом птицы окружают вторгшегося на их территорию ястреба и действуют сообща, чтобы прогнать его от своих гнезд и защитить потомство. (Зарисовано на заднем дворе художника в Оклахоме. Нарушитель — полосатый ястреб, атакующая его стая состоит из голубых соек, длиннохвостых крапивников Бьюика и канадских поползней.)

Животные могут общаться при помощи звуков, что и у нас выходит неплохо, но по-настоящему говорить они не умеют. Подлинный язык, единственным обладателем которого являются люди, состоит из слов и символов, созданных людьми и получивших условные значения, а затем собранных вместе для того, чтобы создавать бесконечно разнообразные сообщения. (Если вы сомневаетесь в бесконечной продуктивности языка, выберите одно из

простых чисел, ряд которых также бесконечен, а потом считайте вслух от этого числа.) Сообщения создают истории, вымышленные или реальные, о прошлом, настоящем и будущем.

К речи добавилась письменность, благодаря чему любая человеческая мысль стала потенциально глобальной. Люди смогли задавать любые вопросы о любом живом существе вокруг них, о каждом виде, о каждом организме. Языковые способности, наука и философия сделали нас распорядителем и разумом биосферы. Сможем ли мы развить в себе достаточный уровень морального интеллекта, чтобы справиться с этой ролью?

3
Дилемма великих эволюционных переходов и ее решение

С главными эволюционными переходами связан один из важнейших вопросов не только биологии, но также и гуманитарных наук: как в результате естественного отбора может возникнуть альтруизм? В частности, как на каждом из переходов удавалось увеличивать индивидуальную продолжительность жизни организмов и их воспроизводство в условиях конкуренции с другими членами группы, не снижая при этом их приспособленность? Какой эволюционный процесс может одновременно улучшать благополучие всей группы и приносить при этом в жертву интересы (а иногда и жизнь) отдельных ее членов?

Следствия дилеммы великих переходов можно заметить и в биологии, и в истории социального поведения людей. Как можно объяснить героизм солдата, погибшего в битве, или монаха, давшего пожизненный обет нестяжания и воздержания, доведенный до самоотречения патриотизм и проявление религиозной веры?

Те же вопросы появляются и при исследовании роста и воспроизводства клеток, формирующих организм. Некоторые клетки, например клетки эпидермиса, красные кровяные тельца и лимфоциты, запрограммированы на то, чтобы умереть в определенное время и определенным образом для сохранения жизни других клеток. Если этого не происходит в нужное время и в нужном месте, то может развиться болезнь, которая поставит под угрозу все клетки организма. Предположим, одна из множества клеток начинает воспроизводить себя, руководствуясь лишь интересами личного выживания. Тогда ее поведение становится похожим на то, как себя ведет бактерия, помещенная в большую емкость с питательными веществами: она бесконтрольно размножается, производя массу дочерних клеток. Другими словами, клетка превращается в раковую. Почему бы одной из клеток вашего организма или всем триллионам ваших клеток не последовать этому примеру? Почему же клетка, не ведающая о мире, в котором находится, не ведет себя подобно бактерии? И это главный практический вопрос онкологии.

Правило предельной невероятности можно назвать эволюционной «дорогой дракона». «Дорога дракона» была построена на горе Тяньмэнь в китайской провинции Хунань. Она состоит из 99 крутых поворотов и 999 ступеней, уходящих вверх под углом 45°. Завершается маршрут естественной каменной аркой, которую называют «Небесными вратами» и считают запретным мифическим входом в обитель богов. «Дорога дракона» в Тяньмэне – это сложный пеший маршрут, в особенности его крутые ступени. Тем не менее его уже штурмовали даже на мотоциклах и автомобилях. Так же неоднократно преодолевалась и эволюционная «дорога дракона» – по крайней мере полдюжины раз.

Как живым организмам удавалось проходить по этому сложному биологическому маршруту – как появились современные земные виды? Как появилось человечество? Решение дилеммы переходов можно найти во второй дилемме. Вот она: эволюция в результате естественного отбора может происходить очень быстро. Например, рассмотрим определенную форму гена, называемую аллелем (№ 1), конкурирующую со вторым аллелем (№ 2) из поколения в поколение.

На каждом из главных эволюционных этапов для перехода на следующую ступень биологической организации требуется альтруизм: клетка – организм, организм – сообщество. Дилемма, кажущаяся на первый взгляд парадоксальной, на самом деле поддается объяснению через эволюцию в результате естественного отбора



Возникновение групп
и тайна человеческого альтруизма

Предположим, что частота аллеля № 1 составляет всего 10 % в тот момент, когда он получает преимущество в 10 % над аллелем № 2. Различие может казаться безнадежно малым, но за 100 поколений доля популяции, несущая в себе аллель № 1, увеличилась бы с 10 % до 90 %. Короче говоря, хотя естественный отбор и является очень мощным фактором эпизодических эволюционных изменений, реальное воздействие он оказывал сравнительно редко.

Вторая дилемма: почему, учитывая потенциал естественного отбора, между главными эволюционными переходами проходило так много времени – от нескольких миллионов до нескольких миллиардов лет?

Вообще, можно сказать, что при каждом эволюционном переходе существовали схожие альтруистические ограничения. На уровне возникновения сообщества один эгоистичный муравей или термит может ослабить или погубить всю колонию. Один диктатор-психопат может уничтожить целую нацию. Потенциальное столкновение индивида и группы охватывает все уровни жизни – от клеток до империй. Порождаемые ими конфликты составляют содержание учебников по общественным наукам и постоянно обогащают науки гуманитарные.

Самоограничение и альтруизм противятся научному объяснению, поскольку на первый взгляд кажутся крайне труднодостижимыми в процессе биологической эволюции популяций. Чтобы обладать каким-то влиянием, им необходимо оказывать на каждом из уровней биологической организации (от клеток до сообществ) мощное противодействие уже имеющемуся среди элементов низшего уровня «обычному» естественному отбору.

Например, группе необходимо преодолеть приоритеты отдельного организма и эгоистические личные цели. Хотя рассмотрение вопросов самоограничения и альтруизма в контексте великих эволюционных переходов все еще затруднено в силу их противоречивости и ни одно научное объяснение не дает абсолютно точных и детальных

ответов, я полагаю, что сейчас общая картина наконец начала приобретать четкие очертания. Загадка возникновения сообществ из простых наборов организмов уже по большей части отгадана. Прогресс в этой области был достигнут благодаря генетической теории, примененной в ходе экспериментов и полевых исследований. Большая их часть имела место уже в нынешнем веке.

Решение проблемы переходов начинается с понимания огромных масштабов и невероятности (граничащей с невозможностью) получить ответ в принципе. Великие переходы составляют эволюционную «дорогу дракона», проложенную по чрезвычайно труднопроходимым местам.

Также для каждого перехода требовалось невообразимо большое число компонентов (химические составы, простые живые клетки, эукариотические клетки и т. д.), накопление которых занимало целые геологические эпохи – без этого переход на следующий уровень был бы невозможен.

Каждому переходу требовался (или по крайней мере способствовал) многоуровневый отбор – возникновение естественного отбора на уровне групп в дополнение к уровню индивидов. На основании чего мы можем это утверждать?

4
Ступени социальной эволюции

Самый действенный способ обнаружить рождение и последующую эволюцию сообществ, как и в случае с любыми другими биологическими процессами и системами, состоит в том, чтобы выяснить, что же происходило на самом деле.

Такой прямолинейный подход возможен благодаря существованию сотен тысяч современных видов, у которых в той или иной мере проявляются различные уровни эволюции социальной организации.

Самые элементарные организованные группы такого рода – колонии бактерий и роящиеся поденки. В некотором смысле это «фантомы природы» – вот они есть, а через час их уже нет. Среди них чаще всего встречаются комары-звонцы, также известные как хирономиды. Отдельные особи в полете практически незаметны. Таких маленьких летающих насекомых вроде мелких мушек, ос-наездников, жуков, тлей, трипсов и прочих мы редко замечаем, если не обращаем внимание на мельчайшие детали живой природы. В полете они похожи на пылинки, подхваченные потоком воздуха; рассмотреть их можно, только если они пролетают прямо у вас перед глазами. Их существование становится очевидным, когда взрослые особи одного вида собираются сотнями или тысячами и формируют рои, для того чтобы спариться. Они танцуют в плотных, почти сферических группах, достигающих от одного до нескольких десятков метров в поперечнике. Рой как будто висит в воздухе. Если запустить в него руку (не бойтесь, они не кусаются), группа разделяется на кружащиеся фрагменты. Уберите руку, и группа воссоединяется.

Подобные одержимые сексуальным безумием группы формируют многие виды мух, самцы и девственные (ненадолго) королевы нескольких видов муравьев и термитов, а также многие другие насекомые – от ногохвосток до цикад и бабочек. Некоторые виды формируют плотный «ковер» на голых участках земли. Другие – полосы или гроздья на стволах упавших деревьев. Третьи кружат у крон деревьев, взмывая в небо. Наиболее зрелищны тока у тетеревов, дроф и манакинов. Самые величественные из всех птиц – 32 вида райских птиц. Токующие самцы собираются в плотные группы, формируя своего рода кордебалет. Некоторые из них преодолевают большие расстояния, чтобы поучаствовать в токе, другими словами в представлении, цель которого – завоевать расположение самок.

Вероятно, на обитаемых планетах в другой звездной системе (мы можем вполне обоснованно предполагать их существование) роение эволюционировало во что-то иное, нежели свободное соревнование за доступ к половым партнерам, но здесь, на Земле, случилось именно так. Единственное известное мне исключение – это кооперация братьев во

время тока у американских индеек. Они двигаются парами и действуют сообща, чтобы прогонять конкурентов с тока.

Медленная эволюция в сторону большей сложности характерна для устойчивых совместно питающихся групп. Стаи обыкновенных скворцов, например, часто вместе летают и добывают пищу. Мурмурации (так называют такие стаи) могут быть разного размера, от дюжины до миллиона особей, в зависимости от доступных поблизости источников пищи. Стая скворцов может быть настолько огромной, что затмевает небо, формируя гигантскую кружащуюся массу. Устраиваясь на деревьях для отдыха, такие группы покрывают их, словно листва. Приземляясь для поиска пищи, они покрывают землю живым ковром площадью в несколько тысяч квадратных метров. Скворцы – преимущественно хищники, специализирующиеся на кузнечиках и прочих насекомых, обитающих в невысокой траве. Отдельному скворцу выгодно знать о самых богатых источниках пищи. Их стратегия состоит в том, чтобы следовать за лидерами, которые знают места, где всегда в изобилии встречаются насекомые.

Наличие множества видов, демонстрирующих в той или иной мере проявления социального поведения, позволяет ученым реконструировать возможные этапы, через которые проходили человеческие и прочие развитые сообщества

В такой совместной деятельности мы видим выражение универсального принципа модулярности – склонности биологических систем делиться тем или иным образом на полуавтономные, но совместно действующие группы. Члены разных групп специализируются на определенных функциях, даже если это происходит лишь временно, при этом все сообщество в целом получает определенные выгоды, как и каждый отдельный индивид в его составе (в среднем).

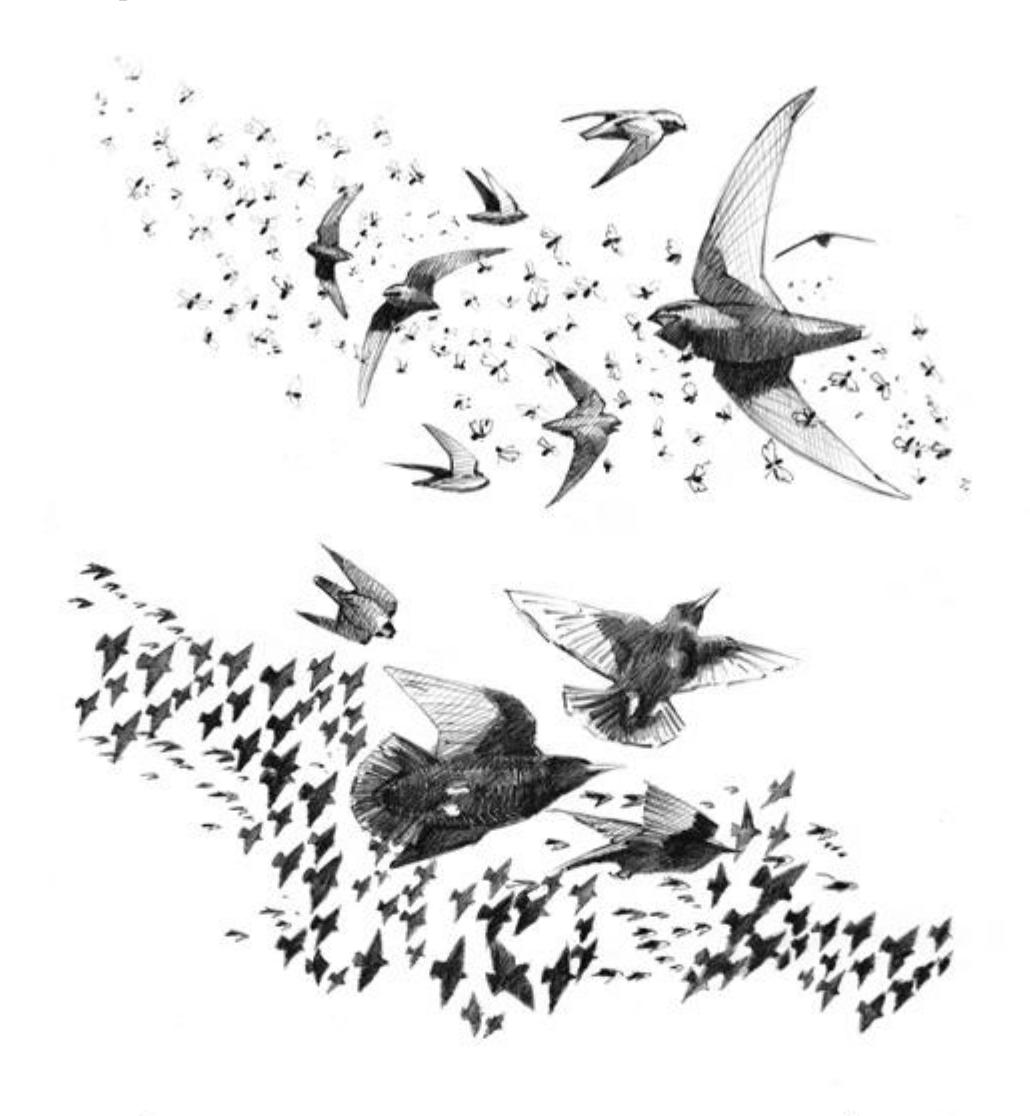
Я не раз наблюдал модулярность в пригородных районах Новой Англии: стая скворцов покидает место ночлега и направляется к кормовой площадке – это интересное зрелище. Отдельные плотные ряды птиц, сидящих на верхних ветках деревьев и проводах, начинают вести себя беспокойно. Один или несколько скворцов – лидеры – взлетают и садятся на другое дерево или провод. Они и птицы, находящиеся рядом с ними, определенно помнят расположение продуктивной кормовой площадки. Лидеры начинают постепенно и осторожно продвигаться в нужном направлении. Очень скоро размер окружающей их стаи начинает расти. Потом стая вдруг ускоряется. Масса группы быстро растет благодаря положительной обратной связи. Чем больше птиц взлетает, чтобы присоединиться к ней, тем больше особей следуют их примеру. Через несколько минут вся стая уже в воздухе.

Прибыв на кормовую площадку, многие более взрослые и опытные скворцы начинают выкапывать небольшие ямки и находить насекомых на корнях травы и просто в почве. Птицы помладше и не столь опытные подбирают за ними остатки пищи. Скоро проявляется еще одна форма модулярности – «роллинг», в ходе которого птицы, действующие рядом с краем кормящейся стаи, взлетают и волной движутся к переднему ее краю. Вся стая таким образом движется вперед, постоянно собирая пищу со свежих участков кормовой площадки.

Формирование стаи имеет для отдельных скворцов и другие преимущества, помимо улучшения питания. Вместе безопаснее: сообща скворцам легче защищаться от врагов – кошек, лисиц, ласок и других сухопутных хищников, равно как и от кружащих в небе ястребов. Действуя как пернатый тысячеглазый Аргус, стая превращается в единую систему оповещения об опасности. Внезапный взмах крыльев в любом месте стаи, даже если птица и не отрывается от земли, сразу же оповещает других об опасности. Всего за несколько секунд вся группа может взмыть в воздух и, кружась в унисон, перелететь в другое место и приземлиться в другом порядке.

Вместе безопаснее. Млекопитающие и птицы, которые охотятся на скворцов, принадлежат к соседнему и более высокому звену пищевой цепочки. Соответственно, их популяции меньше, чем популяции их социальной добычи, даже если численность

последних остается невысокой. Дополнительную защиту скворцам обеспечивает насыщение хищников. Количество добычи, которое хищник может поглотить за один раз, строго ограничено. Этот лимит еще ниже, если популяция хищника прорежена из-за территориальной агрессии членов данного вида.



Спаривающиеся комары-звонцы и крылатые муравьи (вверху) противостоят хищникам с помощью высокой численности. Скворцы (внизу) также держатся плотной стаей, из-за чего ястребам сложнее их атаковать

Наконец, есть еще один способ, применяемый стаями скворцов для самозащиты и основанный исключительно на принципе «вместе безопаснее». Случайность это или «разумный замысел» естественного отбора, но плотная формация летящих тел является для хищной птицы физической преградой. Когда ястреб пикирует на стаю скворцов, чтобы атаковать выбранную жертву, он рискует случайно столкнуться с другой птицей. Это элементарная аэродинамическая задача. Сапсан набирает в вертикальном пике до 320 км/ч и при этом поворачивается, выставив когти, чтобы поймать жертву на лету. Для него эта задача особенно опасна. Скворец на обед может обойтись ему очень дорого.

Модулярность как автоматическое формирование подгрупп предшествует кооперации и разделению труда. Она нередко оказывается доведенной до высоких уровней сложности даже у сравнительно примитивных организмов. Среди этих древних сообществ есть некоторые виды бактерий. Эти простые в других отношениях организмы используют

дистанционные микроб-микробные взаимодействия, при которых особи одного вида (а иногда и разных) обмениваются информацией с помощью химических сигналов.

Посредством химических сигналов бактерии передают информацию о состоянии и плотности популяции, к которой они относятся. С помощью этих данных отдельная бактерия может «принимать решения» о скорости передвижения, воспроизводства, а в случае с патогенными видами – вирулентности воздействия на носителя, в котором живет.

В некоторых случаях бактерии формируют стабильные группы, экранированные защитными мембранами или корочками, которые обычно называют биопленками.

То есть, как нам теперь известно, бактерии демонстрируют такое социальное поведение, которое ученым предыдущего поколения казалось практически немыслимым. Но разума у микробов, конечно, нет. Возможность устойчивой группы организмов эволюционировать выше микробной стадии зависит от сложности составляющих ее особей. Рассмотрим стаю дельфинов-афалин, охотящихся на косяки анчоусов. Мелкая рыба пользуется теми же преимуществами группового существования, что и скворцы. Кружась блестящим быстрым облаком, состоящим из нескольких миллионов особей, они быстрее находят пищу. Огромная общая масса группы значительно повышает средние шансы отдельной особи на выживание при контактах со значительно меньшей по численности популяцией дельфинов. Каждый косяк анчоусов – это как бы гигантская рыба, от которой враг может лишь отщипнуть маленький кусочек.

Охотясь на анчоусов, дельфины также прибегают к кооперации. Плавая вокруг групп анчоусов, по-видимому координируя свои передвижения, они загоняют косяк так, чтобы сформировалась плотная сфера. После этого дельфины точечно атакуют свою добычу по одному или в небольших группах, как бы поворачивая яблоко перед тем, как откусить самый сочный кусочек.

Социальные млекопитающие, такие как дельфины и приматы (в том числе и мы с вами), обладающие крупным мозгом, живут в значительно более сложных социумах, чем «социальные» бактерии или стайные рыбы. Они думают о будущем, а этот процесс автоматически подразумевает более высокий уровень организации. Они учатся опознавать каждого члена своей группы персонально. Это дает им возможность планировать действия в отношении как группы в целом, так и отдельных составляющих ее особей. В разуме отдельного животного возникает набор возможных действий, с каждым из которых связана определенная инвестиционная стратегия, состоящая из компромиссов, подразумевающих обмен информацией. Каждый член группы учится взаимодействовать или конкурировать, вести или быть ведомым – в зависимости от ситуации.

Инвестиционные стратегии, создаваемые естественным отбором на уровне индивида и на уровне группы, можно рассматривать как правила игры, хотя на обоих уровнях они основываются на инстинктах. (Что лучше для меня? Что лучше для моей группы, а следовательно, для меня?) Правила усваиваются как генетически обусловленное научение через взаимодействие с другими членами группы. Обезьяны и высшие приматы Старого Света, обладающие наиболее развитой (и хорошо изученной) социальной организацией, в основном имеют следующие правила для взрослых самцов:

КОДЕКС УСПЕХА ДЛЯ МОЛОДЫХ САМЦОВ ОБЕЗЬЯН И ВЫСШИХ ПРИМАТОВ СТАРОГО СВЕТА

* Если ты слишком молод и слаб, чтобы бросить вызов высокоранговым самцам, жди, планируй, создавай союзы с другими индивидами своего ранга.

V Старайся получить поддержку более высокоранговых наставников.

V Если видишь, что какая-либо роль в группе реализуется плохо или не исполняется вовсе, например фуражир или часовой, попытайся взять ее на себя, изучи ее и воспользуйся новыми знаниями, чтобы стать лидером среди молодых самцов своего возраста и ранга.

* Доминируй над другими самцами и спаривайся с самками, находящимися в

центре группы, либо (в большинстве случаев) прячься и пытайся спариваться с одним партнером.

Устойчивая и хорошо организованная группа животных потенциально вечна. Умершие члены группы могут быть заменены новорожденными или особями, приходящими из других групп. Один замечательный пример: смешанная кочевая стая насекомоядных птиц, обнаруженная исследователями в дождевых лесах Французской Гвианы, находилась в почти неизменном составе по крайней мере 17 лет. Она состояла из множества поколений, при этом также неизменными оставались места гнездования и обитания, равно как и видовой состав.

Такие элементарные сообщества тем не менее не вечны. Они неспособны предусмотреть появление потенциально пагубного для вида хищника или исчезновение кормовой базы. За последние 0,5 млрд лет появилось и исчезло множество видов. Среди них очень немногим удалось эволюционировать и подняться на самый высокий уровень организации. Мы имеем в виду эусоциальность, при которой колония разделена на «королевскую» касту, специализирующуюся на размножении, и не воспроизводящуюся самостоятельно «рабочую» касту, занимающуюся всеми прочими делами колонии. Эусоциальность – относительно редкое явление в эволюции жизни на Земле, но оно привело к возникновению наиболее выраженных проявлений личного альтруизма и самых сложных социальных отношений. Эусоциальность обеспечила экологическое господство некоторым сухопутным видам, в частности муравьям, термитам и людям.

5
Последние шаги на пути к эусоциальности

Эусоциальность развилась не у самых многообещающих (на первый взгляд) видов. Какими бы устойчивыми и структурированными ни были рой, стая, косяк, стадо или мурмурация, насколько мне известно, они не дали начало колониям, разделенным на репродуктивные и нерепродуктивные касты. Мне и моим коллегам-биологам пришлось искать истоки возникновения таких высокоразвитых сообществ в других местах. Нам удалось найти их среди древних видов, обладавших совершенно иными жизненными циклами и социальным поведением, причем нередко они не выглядели наиболее приспособленными, однако оказались крайне успешными.

Кроме того, несмотря на то что эусоциальность сулила огромные экологические преимущества, возникала она очень редко. Согласно имеющимся у нас данным, этот процесс обычно начинался с того, что некоторые члены группы (обычно семьи) проявляли альтруизм на уровне, превосходящем тот, что обычно встречается среди родителей и их потомства. По крайней мере, небольшое число особей вдруг отказывалось от размножения. Последний шаг, таким образом, был не следствием близкого родства среди членов группы, как полагали многие исследователи. Верно обратное: близкое родство в группе обычно являлось следствием возникновения эусоциальности. Попробую объяснить эту парадигму так, как ее понимаю я и ряд других исследователей. Начну с рассказа о тех удивительных успехах, которых добились насекомые.

Палеонтологи, изучающие окаменелости, а также социальные биологи, работающие с ныне живущими видами, повсюду искали проявления эусоциальности. В основном они изучали насекомых. Нам известно более 1 млн видов. Удалось выяснить, что из всего многообразия насекомых лишь около 20 000 видов обладают эусоциальностью. В основном это муравьи, социальные пчелы и осы, а также термиты. Существуют еще эусоциальные виды жуков, трипсов и тлей. Полный список видов может показаться длинным, но это лишь 2 % от миллиона известных науке современных насекомых.

К 1970-м гг. нам удалось выяснить, что эусоциальность не только редкое, но и относительно недавнее явление в долгой эволюционной истории насекомых и других видов животных.

Относительная редкость и молодость (в геологических масштабах) эусоциальности, вероятно, связаны с тем, что она является последней и наиболее значительной инновацией в мире насекомых. Первой инновацией было собственно появление насекомых. Все они появились как сухопутные животные. Если хотите взглянуть на примитивных членистоногих, отправляйтесь в лес или на луг (неплохо будет взять с собой энтомолога) и переверните камень. Под ним вы можете найти ногохвосток, протуров, чешуйниц, двухвосток и прочих нелетающих насекомых, очень похожих на своих древних предков.

Второй инновацией насекомых стало появление полета с помощью крыльев – именно они были первыми животными, покорившими воздух. После этого насекомые развили способность складывать крылья на спине, благодаря чему некоторые виды могли не только летать, расправив крылья, но и искать укрытие на земле, если им угрожали хищники. Вы сейчас, наверное, подумали о тараканах – и вы совершенно правы! Они были одними из первых, кто обзавелся этой способностью. Следующей инновацией был полный метаморфоз, при котором незрелая форма животного радикальным образом отличается от взрослой особи в плане анатомии и образа жизни. Например, гусеница питается листьями растения, а после метаморфоза превращается в бабочку и пьет нектар из его цветков. Метаморфоз дает одной и той же особи доступ к нескольким источникам пищи, а иногда и к нескольким средам обитания. Так, например, стрекоза переходит от жизни в воде к полету.

Наконец, после всех этих эволюционных достижений, возникают эусоциальные колонии, появившиеся лишь после многократных и существенных перемен в анатомии и образе жизни насекомых и других членистоногих, происходивших в течение первых 325 млн лет их истории. До этого момента на суше не было ни муравьев, ни термитов, ни чего-то подобного.

Первые известные науке окаменелости насекомых относятся к нижнему девонскому периоду – около 415 млн лет назад. Очень скоро (по геологическим меркам) на суше уже жило множество отрядов насекомых. К концу палеозойской эры – 252 млн лет назад – насекомые уже были удивительно современными. Из 28 ныне живущих таксономических отрядов 14 уже существовали в палеозое. Когда завершился палеозой (эра каменноугольных лесов и амфибий), начался мезозой (эра рептилий). Среди переживших этот переход животных было много современных насекомых: сеноеды, мухи Добсона и различные сетчатокрылые, веснянки, жуки, полужесткокрылые (горбатки, щитники). Эти древние насекомые выглядели как их современные потомки, но жили в совершенно ином мире. Если бы вы могли отправиться в прошлое и посетить каменноугольное болото верхнего палеозоя, сигиллярии – деревья, напоминающие одновременно королевскую пальму, хвощ и древовидный папоротник – показались бы вам необычными. Вас наверняка напугал бы ковыляющий в вашу сторону коренастый лабиринтодонт – и правильно, поскольку это опасный хищник. А вот кружащие вокруг и ползающие у ваших ног насекомые выглядели бы вполне знакомыми.

Насколько мы можем судить на основании богатых палеонтологических данных, в палеозойскую эру, начавшуюся примерно 415 млн лет назад и завершившуюся около 252 млн лет назад, эусоциальности еще не было. Конечно, все может измениться: мы постоянно находим новые ископаемые. В это время могли существовать виды, жившие в эусоциальных колониях, – это могли быть редкие или локальные популяции, пока еще не обнаруженные палеонтологами. Они также могли эволюционировать в скрытых нишах, что характерно для современных эусоциальных короедов и галлообразующих трипсов. Однако до сих пор в богатых палеозойских отложениях нам не удалось обнаружить среди известных видов анатомически отличных представителей касты рабочих, что является отличительной чертой эусоциальности.

Такие свидетельства, хотя и отрицательные, заслуживают нашего внимания, поскольку это важно для общего понимания хода социальной эволюции. На их основании закономерно возникают вопросы: *почему* эусоциальность была столь редким явлением и *почему* она возникла так поздно?



Зарисовка с несколькими эволюционными линиями животных, выработавших эусоциальность (известно 18 таких линий). Голые землекопы (в центре); общественные осы (вверху, далее по часовой стрелке), пчелы, термиты (крупная королева в окружении рабочих), муравьи и шмель

Относительная нераспространенность эусоциальности среди современных насекомых – еще одно свидетельство в пользу ее необычности в истории Земли. Среди всех известных животных лишь 18 независимых линий привели к возникновению ныне существующих эусоциальных колоний. Три независимые линии – это раки-щелкуны, обитающие в прибрежных морских водах в тропиках (они единственные известные на данный момент эусоциальные жители морей). Их королевы и рабочие строят гнезда, выкапывая норы в живых губках. Еще две независимые линии, приводящие к эусоциальности, – это осы, среди которых вам наверняка известны, например, шершни, представители складчатокрылых ос, в том числе общественные «бумажные» осы. Две другие эусоциальные линии были обнаружены среди короедов, представителей таксономического семейства *Scolytidae* . (В настоящее время рассматривается в качестве подсемейства в семействе долгоносиков, *Curculionidae* .) Короеды – это большой набор видов, наиболее известных благодаря некоторым представителям подсемейства, ставшим настоящим бедствием для хвойных лесов. И еще один эусоциальный вид – голые землекопы (*Heterocephalus glaber*): слепые, лысые растительноядные роющие грызуны, живущие в глубоких норах.

Есть 7 возникших независимо друг от друга линий с такой развитой общественной структурой. Каждая линия достигла современного состояния у муравьев, термитов, роющих ос, пчел триб *Allodapini* и *Augochlorini* , трипсов и тлей (мезозойский таракан, известный под систематическим названием *Sociala perlucida* , как полагают некоторые исследователи, мог

быть одной из каст эусоциального вида, однако эта гипотеза еще не подтверждена).

Наконец, можно привести достоверные случаи эусоциальности среди людей. Самое убедительное доказательство – наличие «касты» бабушек-помощниц постменопаузального возраста. Кроме того, многие люди охотно следуют призванию и выбирают профессии, полезные для общества, но мешающие иметь потомство им самим. Учитывая исключительную пользу гомосексуальности для некоторых сообществ, не лишено смысла предположение о том, что гомосексуалисты – это эусоциальная каста. Кроме того, во многих институционализированных религиях мира существуют монашеские ордена. Еще один пример подобного рода – это институт бердашей, существовавший у североамериканских индейцев. Мужчины-бердаши одевались и вели себя как женщины[3]. Следует учитывать, что склонность к гомосексуальности отчасти обусловлена генетически, а также может быть полезной для семьи и более крупных групп, способствуя сохранению генов. Свидетельства косвенные, но значительные: частота встречаемости генов, способствующих возникновению гомосексуальности в человеческих популяциях, выше, чем можно было бы ожидать в результате действия одних лишь мутаций, а это признак того, что такие гены полезны с точки зрения естественного отбора. Другими словами, их частота слишком высока, для того чтобы ее можно было объяснить только случайными изменениями в генах, влияющих на сексуальное поведение.

В будущем мы почти наверняка обнаружим больше эусоциальных эволюционных линий. Скорее всего, мы найдем их среди мириад ныне живущих насекомых и других членистоногих. Но я сомневаюсь в том, что их число окажется очень большим – они лишь малая толика среди всех эволюционных линий в животном царстве. Удивительный факт, который стоит повторить и запомнить: известные виды муравьев, термитов, эусоциальных пчел и ос хотя и достигли господствующего положения в плане численности, биомассы и экологического воздействия, тем не менее составляют лишь малую часть от миллиона видов современных насекомых. Вновь открытые эусоциальные виды, скорее всего, окажутся не только редкими, но будут занимать обособленные, специализированные ниши.

Следует принимать во внимание хронологию воцарения насекомых. Возникновение современных видов эусоциальных насекомых приходится на мезозой и кайнозой. Первыми были термиты. Считается, что они эволюционировали от похожих на тараканов предков в среднетриасовый или раннеюрский период (237–174 млн лет назад). Эусоциальные пчелиные, в частности шмели (триба *Bombini*), медоносные пчелы (*Apini*) и безжальные пчелы (*Meliponini*), появились, по-видимому, примерно в конце мелового периода, то есть около 87 млн лет назад. Эусоциальность появляется у галиктидных пчел примерно в середине палеогена – около 35 млн лет назад. Муравьи возникли, очевидно, от одного предка – жалоносной осы – в ходе мелового периода, около 140 млн лет назад.

В палеогене и, скорее всего, в верхнем меловом периоде произошло разделение большинства современных подсемейств муравьев (известно 21 подсемейство).

Почему эусоциальность возникает так поздно? И *почему* она остается столь редким явлением, особенно с учетом того, насколько успешной оказалась эта экологическая стратегия? На земле, а также в пресных и соленых водах существовало множество эволюционных линий, потенциально способных развить эусоциальность, начиная еще с тех времен, когда многоклеточная жизнь только начала завоевывать сушу. В верхнем палеозое и нижнем мезозое существовали десятки тысяч (если не сотни) видов насекомых. Они занимали широкий спектр экологических ниш. Например, *Psaronius,* род вымерших древовидных папоротников, был гостеприимным хозяином по крайней мере для семи различных групп насекомых, в том числе питавшихся листьями, обладавших колюще-сосущими и грызущими ротовыми органами, галлообразующих, а также питавшихся опавшей листвой и торфом. Многие типы жизненных циклов и механизмов распространения

---

[3] Известны также женщины-бердаши, принимавшие мужские социальные роли. – *Прим. пер.*

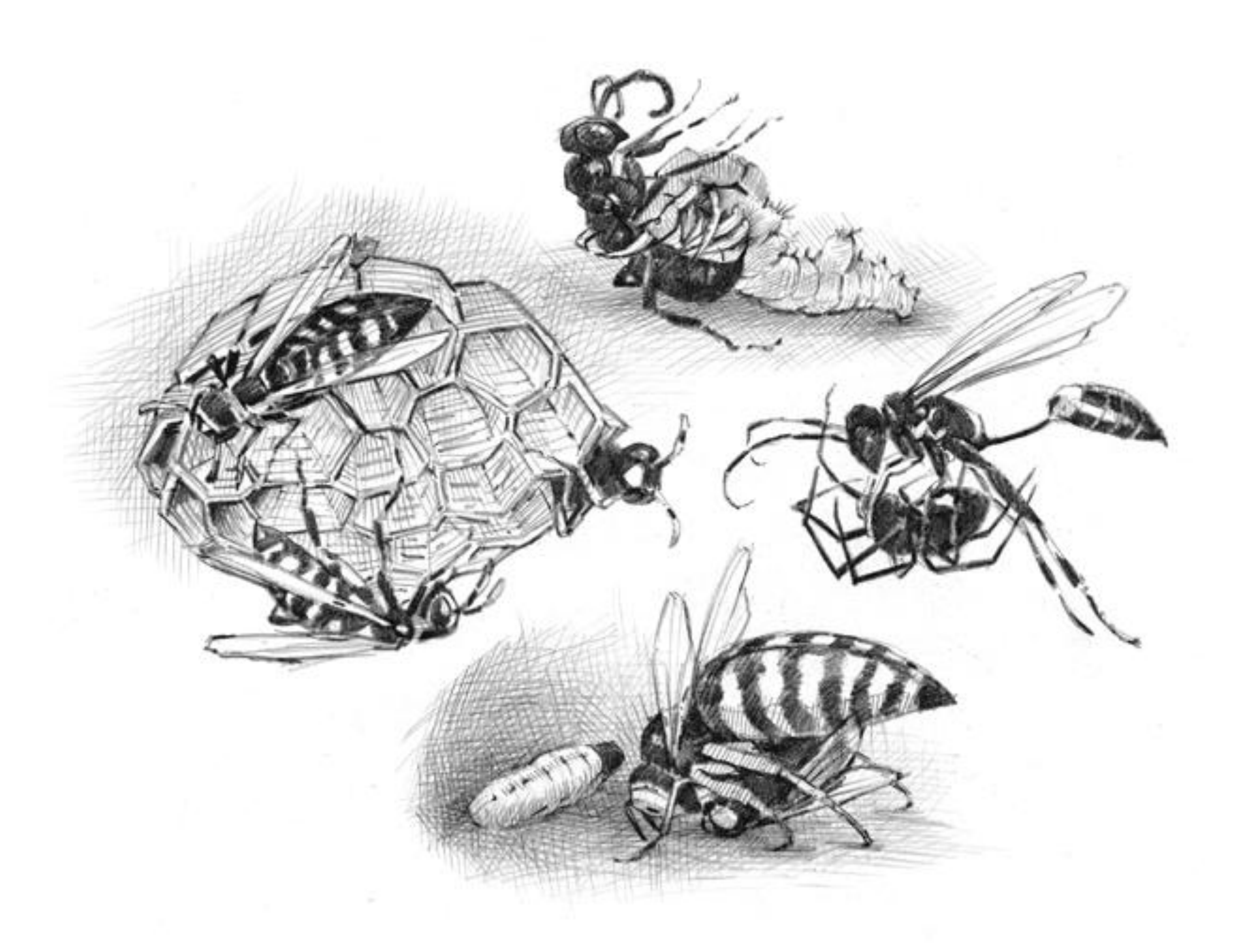
возникли и утвердились именно в это время. Кроме того, во многих группах могли существовать различные степени родства, от клональной до неродственной, что мы можем наблюдать и сейчас среди некоторых потомков животных, появившихся в палеозое.

В настоящее время у большинства отрядов насекомых тоже встречаются общественные агрегации, появившиеся в древности, но не достигшие эусоциальности. За многочисленным потомством ухаживают матери, а иногда и отцы. В некоторых случаях родители вместе с потомством мигрируют из одного места в другое. У одних видов потомство находится под защитой гнезда, у других растет на открытой местности. В частности, долговременный уход и защиту молодняку обеспечивают горбатки, щитники-черепашки, белостоматиды, галлообразующие тли, кружевницы, богомолы, уховертки и пилильщики-аргиды. У некоторых видов встречается организованное движение личинок, взрослых особей (или и тех и других) – это, в частности, вертячки, сеноеды, эмбии, ночницы и коконопряды, кобылки, тараканы, пилильщики и пилильщики-ткачи.

Из этого широкого набора субсоциальных насекомых и других животных возникает очень небольшое число независимых линий современных эусоциальных видов. Появление развитых сообществ очевидно не коррелировало со степенью родства в семьях или иных тесно связанных группах. Основа для их возникновения в чем-то совершенно ином. Дело в том, что все эти линии (насколько нам известно, исключений нет) сначала освоили предварительную адаптацию – продолжительную заботу о молодняке в своих гнездах, от яйца до взрослой особи, посредством регулярного кормления или проверки состояния потомства (или и то и другое) в сочетании с постоянной защитой от врагов.

Общая закономерность возникновения эусоциальности начала проясняться чуть более полувека назад благодаря новаторским исследованиям Чарльза Миченера о пчелах в Канзасском университете и Говарда Эванса об осах в Гарвардском университете. Они оба были моими наставниками и сильно повлияли на мои ранние работы, посвященные муравьям. Общая последовательность, установленная на основе их исследований (хотя многие эксперты продолжают работать в этой области), следующая. Сначала взрослые представители вида строят гнезда, наполняют ячейки пыльцой или парализованной добычей, откладывают яйца, запечатывают гнездо и уходят. У некоторых видов есть отличия, начиная со второй фазы: взрослые строят гнезда и откладывают яйца, после чего заботятся о молодняке посредством периодического кормления или чистки гнезда (или и то и другое). Наконец, у еще меньшего числа видов, которых сейчас принято классифицировать как примитивные эусоциальные виды, мать и взрослые потомки остаются в гнезде, при этом мать откладывает яйца, выполняя основные репродуктивные функции, а другие особи добывают пищу и выполняют прочие задачи в качестве нерепродуктивных рабочих.

Эта последовательность, как полагают исследователи, привела к появлению развитых сообществ у муравьев и эусоциальных ос, как показано на иллюстрации далее. В раннемеловом периоде, около 200–150 млн лет назад, жалоносные осы охотились на насекомых, живущих в почве и опавшей листве. Если бы они были такими же, как современные семейства ос – *Bethylidae, Mutillidae, Pompilidae, Sphecidae* и *Tiphiidae* , являющиеся нашими привычными спутниками во время прогулок на природе, многие из них специализировались бы на пауках и личинках жуков. После спаривания самка находила жертв по запаху, нападала и жалила, впрыскивая парализующий яд, откладывала по яйцу на каждую из жертв, после чего оставляла их, а вылупившаяся личинка могла далее питаться телом парализованной жертвы. Современные паразитирующие осы, например из рода *Methocha* , захватывают норы личинок жука-скакуна, жалят ее обитателя, откладывают яйцо и оставляют жертву и яйцо в том же месте.



Эволюция общественного поведения, которая привела к эусоциальности у ос (вверху, затем по часовой стрелке). На первом этапе самка осы бетилиды жалит и парализует личинку жука-скакуна, откладывает на нее яйца, после чего оставляет ее. Потомство осы впоследствии будет питаться личинкой жука. На следующем этапе самка сфекоидной осы жалит и парализует паука (черная вдова) и уносит в свое гнездо в качестве пищи. Бумажная оса парализует жертву и относит в гнездо, чтобы кормить свою личинку. Процесс повторяется, пока личинка не повзрослеет. Наконец, мать и дочери остаются вместе, формируя эусоциальную колонию: мать является королевой, а дочери — рабочими

Некоторые жалоносные осы, ведущие свое происхождение от этих более примитивных охотниц, переносят жертву в гнездо, которое построили сами, откладывают яйцо, запечатывают гнездо, после чего улетают, чтобы снова повторить процедуру с новым гнездом. Один из наиболее известных примеров – виды роющих ос (*Sphecidae*), строящие лепные гнезда и предпочитающие размещать их под мостами или карнизами домов.

Небольшая группа видов жалоносных ос остается со своим выводком, постоянно принося свежую добычу, пока личинки не созреют. Когда молодняк достигает зрелости, мать и потомство расстаются.

Наконец, у совсем небольшой группы видов ос (в том числе у предков муравьев) мать и потомство остаются вместе, формируя эусоциальную колонию.

Последовательность из постоянно уменьшающихся наборов эволюционных линий и видов указывает на необычную адаптацию в жизненном цикле, не связанную с близким генетическим родством среди членов группы основателей колонии, которую обычно считают главной предпосылкой возникновения эусоциальности. И действительно (на что я уже указывал), близкое родство не является причиной возникновения эусоциальности. Это ее следствие. Все, что нужно для перехода от жизни в одиночку к эусоциальному существованию, – это заглушить мутацию одного или нескольких аллелей, которые предписывают склонность родителей к тому, чтобы сначала заботиться о потомстве, а потом расставаться с выводком, когда он достигнет зрелости.

Эусоциальность, то есть разделение группы на репродуктивную и нерепродуктивную касты, возникла лишь у нескольких эволюционных линий животных, причем это произошло сравнительно поздно и, за редким исключением, только на суше. Тем не менее эти несколько линий привели к появлению муравьев, термитов и людей, занявших доминирующее положение в животном мире

Вторая описанная предварительная адаптация, укладывающаяся в теорию о переходе к эусоциальности, – это предрасположенность одиночных пчел к эусоциальному поведению, когда их вынуждали к этому ученые в ходе экспериментов. В таких условиях партнеры разделяли между собой работу по добыванию пищи, прокладке туннелей и защите гнезда.

Кроме того, у эусоциальных пчел роль лидера брали на себя самки – одна пчела руководит, а остальные подчиняются. Такое элементарное разделение труда, по-видимому, появляется из-за наличия более раннего поведенческого плана, где одиночные особи переходят от одних задач к другим по мере их выполнения, то есть просто делают то, что нужно для выращивания собственного потомства. У эусоциальных видов этот алгоритм меняется: особь будет стремиться избегать выполнения задач, которыми уже занят другой работник. Очевидно, что обеспечивающие потомству постоянный уход пчелы и осы «заряжены» на быстрый переход к эусоциальности (то есть имеют сильную предрасположенность к ней при наличии особого стимула) в ситуации, когда групповой отбор (конкуренция с одиночками или другими группами) способствует таким изменениям.

Эти рассуждения о причинах и способах возникновения сложного социального поведения построены на общих принципах создания научных теорий. Хорошая теория подтверждается независимыми проверяемыми фактами – тогда пазл складывается. В данном случае результаты экспериментов над пчелами-одиночками подтвердили модель фиксированного порога для возникновения разделения труда, предложенную специалистами по биологии развития для объяснения этого феномена в существующих сообществах насекомых. В данном случае теория строится на утверждении о том, что изменчивость, иногда обусловленная генетически, а иногда связанная с обучением, существует в рамках пороговых откликов, связанных с различными задачами. Когда взаимодействуют два индивида или более, то, согласно этой теории, первым к выполнению задачи приступает тот, у кого пороговое значение для отклика ниже. Действия этой особи подавляют отклик у партнеров, то есть они не приступают к выполнению той же работы (что уже не требуется), а переходят (инстинктивно) к другим доступным задачам. Повторим, что, таким образом, изменения одного гена, подавляющего расселение членов группы из родного гнезда, очевидно, будет достаточно, чтобы предварительно адаптированный вид перешел через пороговое значение к инстинктивному социальному поведению.

Сравнительные исследования в полевых и лабораторных условиях показали, что с

момента возникновения эусоциальности у животных рабочий постоянно находится в противоречивом положении: с одной стороны – собственные интересы, с другой – интересы колонии. Когда организация на уровне колонии становится более важной для успешности аллелей, предписывающих эту организацию, значение выживания и воспроизводства отдельного рабочего резко снижается. Наконец, при обязательной эусоциальности репродуктивные возможности рабочих особей подавляются на генетическом уровне, и возникает подлинный суперорганизм. Предельные формы суперорганизмов в мире насекомых, у которых рабочие особи (самки) лишены возможности к размножению, – это различные виды муравьев, в том числе бродячие муравьи-дорилины, муравьи-грибководы рода *Atta* и еще пять крупных родов: *Solenopsis, Pheidole, Monomorium, Tetramorium* и *Linepithema* . У этих видов рабочие особи вообще лишены яичников. С другой стороны, репродуктивная способность рабочих особей была возвращена (или по крайней мере частично восполнена) у нескольких клад в результате вторичной эволюции, благодаря чему отдельные рабочие могут принимать на себя роль королевы. В случае подлинного суперорганизма уровень отбора – это геном королевы, а рабочие особи следует рассматривать как «роботизированное» продолжение ее фенотипа.

6
Групповой отбор

Биологи изучили 0,5 млрд лет эволюции жизни на суше в поисках данных о сложных сообществах животных. Мы попытались использовать эти знания, чтобы лучше понять наш собственный вид. Но нас поставила в тупик одна большая генетическая загадка.

Загадка эта состоит из двух частей. Первая, к ней мы уже обращались выше, была описана и решена, по крайней мере в самых общих чертах, Чарльзом Дарвином в работах *«Происхождение видов»* (1859) и *«Происхождение человека»* (1871). Вот она: как могут эволюционировать сложные сообщества, если множество особей, служащих сообществу, перестают размножаться? Переформулируем в более знакомых нам терминах: как появился альтруизм? На основе предложенного Дарвином решения уже в наши дни была создана теория группового отбора. Согласно этой теории, некоторые члены группы могут снижать продолжительность жизни или лишаться репродуктивных возможностей (или и то и другое), если эти жертвы обеспечивают их группе преимущества перед другими конкурирующими группами. Далее ген альтруизма распространяется в группе посредством мутаций и отбора. Процесс ускоряется за счет близкого родства среди членов группы, но не является его причиной. Близкое родство часто следует за альтруизмом, но не предшествует ему. Модели популяционной генетики показывают, что в среднем наличие в группе хотя бы одного наследственного альтруиста, независимо от того, приходятся ли члены группы друг другу родственниками, приводит к росту популяции в целом.

И здесь мы подходим ко второй загадке. Почему возникновение эусоциальности, обеспечивающей основанное на альтруизме разделение труда, было столь редким событием в эволюции? Ответ должен находиться где-то в области главной предпосылки ее возникновения: необходимо укрепленное гнездо и мать или небольшая группа взрослых особей, выращивающие в нем молодняк. Это явление в природе встречается очень часто, однако в большинстве случаев почему-то не приводит к появлению эусоциальности. Потому более уместным будет такой вопрос: каков последний шаг? Знание о том, что не дает многим видам перейти к эусоциальности, могло бы помочь решить вторую часть загадки.

Я полагаю, что решение заключается в огромной биологической сложности, присущей этому последнему шагу. Возьмем небольшую колонию, состоящую из матери (возможно, отца, также участвующего в работе) и ее потомства, только что достигшего зрелости. Обычно жизненный цикл заканчивается здесь. Новый жизненный цикл начинается с того, что мать расстается со своими потомками женского пола, которые переходят к самостоятельной жизни. Мать либо умирает, либо начинает новый выводок, а ее потомки

спариваются и приступают к строительству своих гнезд, сами становясь матерями.

Теперь предположим, что в нашем гипотетическом сценарии возникает небольшая нокаутная мутация, изменяющая всего один ген и препятствующая разделению семьи. (Нокаутные мутации, отменяющие другие мутации, возникают сравнительно часто и широко используются в генетических исследованиях.) Мы знаем, что в группе взрослых самок, содержащихся вместе в ходе эксперимента, та из них, что оплодотворена первой (другими словами, мать), будет доминировать в группе и откладывать яйца, а остальные возьмут на себя роль рабочих.

Таким образом, при наличии предварительной адаптации, состоящей в сооружении укрепленного гнезда и постоянной заботе о потомстве, эволюционировать еще на один шаг и перейти к эусоциальности будет уже, в принципе, несложно. Но, хотя с виду такой переход и кажется простым, в природе он происходил редко. Почему? Само собой напрашивается следующее объяснение: хотя мутация одного гена или их небольшого набора может привести к появлению эусоциальной колонии, весь остальной геном остается адаптированным к одиночному существованию. Дочери могут подчиниться инстинкту, не покидать гнездо и вести себя как рабочие особи, но во всем остальном они запрограммированы на то, чтобы жить как отдельные организмы. Они не готовы общаться между собой или участвовать в разделении труда по строительству гнезда, уходу за молодняком и добыче пищи. С таким багажом группа не может эффективно конкурировать ни с одиночными соперниками, ни с колониями других, более успешных эусоциальных видов.

Сейчас мы располагаем обширными сведениями о фундаментальных генетических изменениях, обуславливающих развитие эусоциальности. В 2015 г. международный коллектив из 52 исследователей под руководством Карен Капхейм и Джина Робинсона из Иллинойсского университета опубликовал данные о геноме 10 видов пчел, относящихся к 10 независимым линиям и находящихся на различных этапах эволюции. У всех развитие общественного поведения начинается с одиночного существования и заканчивается комплексной эусоциальностью. Выяснилось, что у каждой линии был свой путь генетической эволюции, но все, кто достиг эусоциальности, демонстрировали общую модель изменений. У всех явно увеличен объем нейтральной эволюции как следствие ослабления естественного отбора, происходящего при повышении сложности общественной организации, чему также сопутствует уменьшение разнообразия и изобилия передаваемых элементов. Если упростить вопрос, насколько это вообще возможно, то можно сказать так: развитие социальной организации связано с повышением сложности генных сетей, влияющих на социальное поведение. Развитое общественное поведение приводит к базовым изменениям в генетическом коде.

В 1950-х гг. британский энтомолог Майкл Брайен и я, независимо друг от друга, описали тонкий механизм, влияющий на развитие личинок муравьев и приводящий к появлению рабочих и репродуктивных особей, а значит, и к возникновению эусоциальности. У европейского вида *Myrmica ruginodis* Брайен обнаружил следующее: каждая личинка может стать или королевой, у которой более крупное тело, есть крылья и полностью развитые яичники, или рабочей особью – более мелкой, бескрылой и стерильной. Имеется определенный пороговый размер – «точка принятия решения», перейдя которую, личинка заканчивает рост и метаморфоз как взрослая королева или взрослая рабочая особь. Брайен обнаружил, что судьба развивающейся личинки *Myrmica* (превращение ее в королеву или рабочую особь) зависит от комбинации нескольких факторов, а именно: размер яйца, из которого вылупилась личинка; размер, которого она достигает в определенной точке своего развития; наличие или отсутствие королевы в колонии, а также ее возраст; наличие или отсутствие в жизненном цикле молодой личинки зимнего периода, когда она может подвергаться охлаждению перед началом быстрого роста весной. Взятые вместе, эти факторы обеспечивают колонии пополнение из девственных королев, которые при наступлении теплой погоды отправляются в брачный полет. Каждая из них после спаривания

может основать собственную колонию.

Много позже, в 2002 г., Эхаб Абухейф и его коллеги из Университета Макгилла (Монреаль, Канада) исследовали геном муравьев и обнаружили, что появление крылатых королев зависит от модификации генов, носителями которых являются женские особи. Генная сеть, влияющая на ход развития особи, у крылатых королев сохраняется, но нарушается у касты бескрылых рабочих. Говоря короче, рабочая особь теряет часть своего генетического потенциала.

Очень многое теперь встало на свои места. В 1953 г. я исследовал все известные 49 родов муравьев, у которых имеется более одной подкасты рабочих – мелких и крупных рабочих особей, последних иногда называют солдатами. У многих из этих видов также есть рабочие особи среднего размера, а у некоторых – более крупная каста суперсолдат. При становлении сложной общественной организации для дополнительных подкаст необходимы не только одна или несколько точек принятия решения в процессе развития личинки, но и регуляция численного состава представителей подкаст на различных этапах роста колонии.

Такая регуляция подобна разделению труда у людей, основанному на существовании разных профессий и культурном нормировании численности людей, обучающихся каждой из профессий.

Так появились империи муравьев и людей.

Единственный способ получить нужные генетические изменения и преодолеть порог одиночного существования – это групповой отбор, способный привести к появлению между членами группы разделения труда и кооперации, основанных на генах альтруизма. Этот более высокий уровень естественного отбора – научно доказанная и доступная для прямого наблюдения сила, действующая среди муравьев и прочих общественных насекомых не только на этапе основания колонии, но и в процессе конкуренции между зрелыми колониями. Могут возникать конфликты, в результате которых проигравшая колония либо отступает, либо подвергается уничтожению. Однако конкуренция между колониями – это не только борьба и истребление. Сюда также входят захват кормовых угодий и изгнание или уничтожение конкурентов, а равно и развитие более продвинутых способностей по сбору пищи и материалов для строительства гнезд. Как показывают теоретические и экспериментальные исследования, все эти наследуемые способности, реализуемые на уровне колонии, главным образом зависят от темпов роста и размера зрелой колонии; и то и другое – определяемые генетически фенотипические признаки на уровне группы. При прочих равных условиях одна лишь численность рабочих особей оказывает огромное влияние на темп роста колонии. Чем больше рабочих, тем быстрее колония растет, тем больше производит королев и самцов, тем больше ее размер при достижении зрелости. Эти отношения похожи на метаболические законы масштабирования для массы и физиологии отдельных организмов. Согласно математическим моделям, наиболее важным демографическим фактором в процессе конкурентного роста колоний насекомых, скорее всего, является исходная плодовитость королевы, основавшей колонию.

Групповой отбор – это естественный отбор аллелей (альтернативных форм одного гена), предписывающих социальные признаки. Благоприятными для естественного отбора являются признаки, приводящие к взаимодействию особей в группах, в том числе собственно создание таких групп. Когда группы особей одного вида переходят к конкуренции, происходит отбор генов среди участников групп, что стимулирует социальную эволюцию путем естественного отбора

Здесь нам следует остановиться и рассмотреть процесс группового отбора с точки зрения принципов популяционной генетики, чтобы с их помощью корректно объяснить социальную эволюцию. Стоит выделить этот момент. *Для признаков на уровне группы, как и для признаков на уровне индивида, единица отбора – это ген, предписывающий определенный признак. Целями естественного отбора, определяющего полезность или*

вредность генов, являются признаки, предписываемые этими генами. В группе индивид конкурирует с другими членами группы за пищу, половых партнеров и статус; таким образом, он вовлечен в естественный отбор на индивидуальном уровне. Индивиды, взаимодействующие с другими членами группы таким образом, что при этом усложняется ее организация (возникают иерархия, лидерство и кооперация), вовлечены в естественный отбор на уровне группы. Чем выше уплаченная альтруистом цена (за счет потерь в сфере выживания и размножения индивида), тем больше должна быть выгода для группы в целом. Эволюционный биолог Дэвид Слоан Уилсон (мы не родственники) отлично сформулировал правило для двух уровней отбора: в группах эгоистичные индивиды выигрывают у альтруистов, но группы альтруистов выигрывают у групп эгоистичных индивидов.

Сам процесс группового отбора в последние несколько лет активно изучают в естественной среде.

Начать следует с работ о волках Йеллоустонского национального парка, столь многому научивших нас в области экологии и социобиологии. Согласно недавним исследованиям, проведенным Кирой Кэссиди и ее коллегами из Университета Миннесоты, когда между группами волков возникает территориальный конфликт, более крупные стаи (со средней численностью 9,4 особей) одерживают верх над малочисленными (средняя численность – 5,8). Кроме того, выше вероятность победы той стаи, где больше доля взрослых самцов. И наконец, наличие в стае самца или самки в возрасте 6 лет или старше (средняя продолжительность жизни волка в Йеллоустоне – четыре года) еще больше влияет на баланс сил.

Чтобы увидеть групповой отбор в действии, а также в его максимальном разнообразии, обратимся к беспозвоночным. Кооперация и соперничество среди королев у красных огненных муравьев (*Solenopsis invicta*) – это изумительный пример, описанный в классической работе Уолтера Цинкеля «Огненные муравьи» (The Fire Ants, 2006). После брачного полета и оплодотворения в воздухе отдельные королевы нередко собираются в группы по десять и более особей, совместно строят небольшое гнездо, после чего, опять же совместно, растят свой первый выводок. Такое необычное поведение явно основано на групповом отборе. В мире неослабевающей и беспощадной конкуренции менее чем одна из тысячи королев доживает до того, чтобы стать матерью в достаточно многочисленной колонии, способной произвести на свет новых королев. По данным полевых исследований, размер колонии исключительно важен для ее выживания, и это особенно заметно в случае молодых колоний. В лабораторных условиях группы, где королевы действуют сообща, в среднем выращивают больше рабочих на одну королеву, чем группы с одиночными королевами.

Когда рабочие особи красных огненных муравьев достигают зрелости, они начинают уничтожать королев одну за другой, распластывая их по земле и жаля до смерти, пока в живых не останется только одна. Они не щадят даже собственных матерей. Победительницу определяют по феромонам – она наиболее плодовита, благодаря чему способна лучше других поддерживать быстрый рост колонии. Рабочие особи не могут себе позволить кормить «неудачниц», даже если это означает, что должны умереть их матери. В данном случае групповой отбор явно берет верх над индивидуальным.

Огромное разнообразие муравьев – в мире насчитывается более 15 000 видов – делает их идеальным объектом для сопоставительных исследований в области социальной эволюции. Центральные вопросы таких исследований сводятся к следующим трем. Первый: кто или что контролирует численность рабочих в колонии? Второй: как действует этот процесс? Третий: какие силы естественного отбора здесь работают?

Технологии быстрого картирования ДНК открывают широкие возможности для анализа социальных факторов, работающих на уровне целых муравьиных колоний. Благодаря этим технологиям нам удалось многое выяснить о ведущей роли группового отбора в социальной эволюции этих насекомых. Известен следующий феномен: рабочие муравьи следят за тем, чтобы другие особи в гнезде не конкурировали с королевой (то есть

не откладывали яйца). Они нападают на «нарушителей», жалят их, а могут и убить. Ранее феномен такого надзора объясняли в рамках теории совокупной приспособленности, основанной на степени родства между рабочими. Раньше было принято считать, что, в принципе, такие нападения проявляются тем сильнее, чем слабее родственная связь между возможными будущими узурпаторами и карателями. Однако это явление можно объяснить индивидуальными отличиями от общего для всей колонии запаха. Серафино Тесео, Даниэль Кронауэр и их коллеги из Рокфеллеровского университета недавно продемонстрировали, что рост эффективности колонии полностью объясняет это явление. Они обнаружили, что в колониях муравьев *Cerapachys biroi* , обитающих в тропиках и являющихся клональными (следовательно, рабочие особи в колониях генетически идентичны друг другу), также осуществляется такой надзор. Объяснение этого феномена мы находим в другой области биологии. Регуляция роста колонии привязана к циклам, которые индуцируют личинки. В ходе одной части цикла яичники взрослых особей прекращают работу в ответ на сигналы, посылаемые этими незрелыми, червеобразными представителями колонии. Те же особи, которые на эти сигналы не отвечают и нарушают ход цикла, подвергаются нападениям и даже могут быть убиты другими членами колонии. Ученые провели ряд оригинальных экспериментов, в ходе которых были собраны два вида безматочных колоний муравьев рода *Cerapachys* : одни были клонами, а другие – химерами (разные родители) двух генетически различных колоний, созданных в лабораторных условиях. Клональные колонии показывали лучшие результаты, чем химерные, – очевидно, потому, что химерные колонии производили больше особей, которые предпочитали размножаться, а не работать. Их деятельность нарушала нормальный ход репродуктивного цикла, следовательно, снижала эффективность всей колонии.

Еще одно – самостоятельное – исследование по этой теме провели Сигето Добата и Казуки Цюдзи из Университета Рюкю. Они использовали другой вид клональных муравьев, *Pristomyrmex punctatus* , и получили похожие результаты. Поскольку в колонии нет королевы, все рабочие участвуют в откладывании яиц и заботе о потомстве. Как и в случае с безматочными колониями *Cerapachys* , отдельная особь не получает никаких преимуществ от откладывания яиц. Все незрелые члены колонии генетически идентичны, все растут в едином эгалитарном сообществе. Каждая особь – потенциальная мать, а также точная копия всех прочих матерей. В природе в колонии проникают генетически отличные рабочие из других колоний. Эти чужаки откладывают больше яиц, чем хозяева колонии, и уклоняются от участия в работе. В лабораторных условиях такие «жулики» в среднем производят больше потомства (из расчета на одну особь). Когда же исследователи составляли группу, целиком состоящую из «жуликов», произвести потомство им не удавалось вовсе.

Какой вывод мы можем сделать на основании этого странного феномена? У муравьев рода *Pristomyrmex* родство имеет следующее значение: работающие матери в клональных колониях считают представителей других клональных колоний чужаками. Когда «жулики» проникают в гнезда других колоний, они ведут себя как социальные паразиты, эксплуатируя труд представителей другого вида. У птиц встречается похожее явление: кукушки подбрасывают свои яйца в гнезда птиц других видов.

В 2001 г. Патрик Эббот и его коллеги из Аризонского университета первыми сообщили о существовании похожего феномена у эусоциальных тлей. Исследуемый ими вид формирует высокоорганизованные колонии, в которых даже есть отдельная каста солдат. Они также являются клональными, следовательно, общественное устройство у них не определяется родством. По крайней мере у одного вида (*Pemphigus obesinymphae*) колонии не всегда являются чисто клональными, поскольку подвергаются вторжениям со стороны других клонов. Чужаки действуют как паразиты. Они не участвуют в опасных занятиях вроде защиты колонии хозяев. Вместо этого они ведут себя эгоистично и изменяют свою физиологию, становясь репродуктивными особями.

В социобиологических исследованиях, объединяющих естественную историю и генетику, подобные варианты жизненных циклов у социальных видов открываются все чаще.

Один из наиболее примечательных и поучительных примеров репродуктивного поведения у социальных ос открыли Рагевендра Гадагкар и его коллеги из Индийского научного института в Бангалоре. Как удалось выяснить исследователям, колонии азиатских ос *Ropalidia marginata* , несмотря на внешнюю простоту их общественной организации, на самом деле имеют сложные правила кооперации. В колонии *R. marginata* рабочие особи физиологически способны к размножению, но все же подчиняются правящей королеве. Правит не самая агрессивная особь, она даже не стоит во главе некой иерархии подчинения. Тем не менее ей принадлежит полная монополия на откладывание яиц. Можно сказать, что в колониях *R. marginata* существует доброжелательная автократия. Если убрать из колонии королеву, одна из рабочих особей временно становится крайне агрессивной по отношению к сородичам. При этом ее агрессивные действия почти никогда не получают противодействия. Утвердившись у власти, новая королева вновь становится миролюбивой. У нее развиваются яичники, она начинает откладывать яйца и становится единственной репродуктивной особью в гнезде. Если же она погибает или ее удаляют из гнезда исследователи, на ее место приходит другая рабочая особь, которая, по-видимому, уже заранее номинирована на эту должность. Когда убирают и эту наследницу, ей на смену приходит другая, и так далее. Престолонаследие в колонии происходит более или менее мирно, согласно загадочным (для людей) правилам.

Оказывается, новая королева в колонии *R. marginata* не является наиболее близкой родственницей других рабочих. Как правило, это самая старшая из них. Вся процедура, судя по всему, регулируется умиротворяющими феромонами. Таким образом, престолонаследие является адаптацией на уровне колонии, которая приводит к почти полному устранению насилия и разрушительных конфликтов. Эта адаптация также снижает риск внутренней анархии и вторжения представителей других колоний. Поэтому колонии *Ropalidia marginata* теоретически бессмертны, хотя на практике – ввиду сложных условий внешней среды – срок жизни колонии почти всегда довольно короток.

Еще один, совершенно иной вид отбора был зафиксирован на уровне групп у отдельной линии примитивно-эусоциальных ос. У всех 19 видов в естественных условиях одинокие самки, по данным одного исследования, подвергались большому риску гибели и в гнездах, и во время сбора пищи. От 38 % до 100 % самок, основавших гнезда (в нескольких отдельных выборках), не доживали до появления первого выводка. В ходе другого исследования было обнаружено, что, когда в колониях двух видов ос – *Liostenogaster fralineata* и *Eustenogaster fraterna* – исчезают королевы, осиротевшие рабочие особи выращивают выводок до достижения зрелости, даже если между ними нет близких родственных связей. При этом рабочие сами откладывают яйца, давая начало собственным выводкам. Таким образом они обеспечивают «страховку» для всех кооперирующих особей.

По мере развития социобиологических исследований мы обнаруживаем все больше эволюционных тропинок; некоторые из них настолько удивительны, что кажутся фантастическими. Например, интересные аберрации встречаются у пауков. Специалисты, изучающие эусоциальность и предшествующие ей формы общественной организации, надеялись когда-нибудь обнаружить эусоциальных пауков. Науке известны социальные пауки, живущие в больших общих паутинах. Они относятся к двум отдельным филогенетическим линиям, но ни у одного вида не было обнаружено отдельных репродуктивных и рабочих каст.

Однако обитатели таких гнезд-паутин демонстрируют различные «личностные» качества, судя по всему поддерживаемые групповым отбором. Этот феномен наблюдается у *Anelosimus* – рода пауков, встречающегося по всему миру и включающего множество местных видов. Они относятся к семейству *Theridiidae* (пауки-тенетнеки), куда входит и черная вдова. У многих из них, как и у их знаменитого сородича, на брюшке есть яркие узоры. Однако семейство еще более примечательно тем, что некоторые его представители создают колонии, где может быть до нескольких тысяч самок, – настоящий кошмар для арахнофоба. Джонатан Прюитт и его коллеги из Питсбургского университета обнаружили,

что в колониях пауков *Anelosimus studiosus* , обитающих в Новом Свете, у самок есть две основные касты, основанные на «личностных» качествах их представителей. Первые агрессивны и занимаются ловлей добычи, строительством паутины и защитой колонии. Вторые относительно миролюбивы и занимаются заботой о потомстве, в том числе защитой больших сферических коконов с яйцами. Агрессивные особи более эффективны при добыче пищи и отражении атак чужаков, а миролюбивые лучше справляются с заботой о многочисленном выводке. «Личностные» различия, по крайней мере частично, определены на генетическом уровне, а два «личностных» типа живут в относительной гармонии.

Колонии *Anelosimus studiosus* интересны для науки потому, что экспериментаторы могут составлять их с разными сочетаниями каждой из двух каст. При этом, если пауков берут из одной среды и помещают в другую, можно наблюдать за тем, как колонии будут адаптироваться к новым условиям. Таким образом, Прюитт и его коллеги наблюдали возникновение группового отбора. Результаты оказались положительными: в исходном и в новом месте каждая из колоний за два поколения переходила к той пропорции агрессивных и миролюбивых особей, которая изначально наблюдалась в исходном месте обитания.



Колония социальных пауков (Anelosimus) с добычей — крупным жуком; члены колонии разделят пищу между собой. Также показаны два типа «личности»: охотники (на заднем плане) и няньки, защищающие круглые коконы с яйцами

И наконец, нам многое известно про термитов и их предполагаемых ближайших предков, что дает возможность практически непосредственно наблюдать переход через порог эусоциальности.

Специалисты, как правило, сходятся во мнении о том, что термиты произошли от тараканов. Биологи-эволюционисты более осторожны в формулировках: они обычно

говорят, что два близкородственных рода насекомых имеют общего предка. Но в данном случае филогенетическая связь настолько близка, что, полагаю, термитов можно назвать социальными тараканами.

Среди ныне живущих тараканов к термитам наиболее близки представители рода *Cryptocercus* – древоядные тараканы, обитающие в Северной Америке, на востоке России и западе Китая. Внешне они схожи с шипящими тараканами (род *Gromphadorhina*) с Мадагаскара, которых часто используют в лабораторных исследованиях, а также в качестве «страшных жуков» в голливудских фильмах.

Cryptocercus довольно крупные тараканы. Они выживают не за счет того, что убегают от врага (как это обычно делают домашние тараканы); они полагаются на пассивную защиту, обеспечиваемую хитиновой броней. У них толстый экзоскелет и щитообразная головогрудь; передвигаются они неспешно, с достоинством ступая увенчанными шипами лапами. Они защищают свои постоянные жилища, устраиваемые в разлагающейся древесине. Кристин Налепа из Государственного университета Северной Каролины недавно опубликовала работу с данными об анатомической и генетической близости представителей рода *Cryptocercus* и термитов в плане образа жизни и социального поведения. Она пишет о том, что, как и современные термиты, они зависят от специализированных бактерий и других микроорганизмов, живущих в их внутренностях. Эти симбионты перерабатывают древесную целлюлозу и делятся полученными компонентами с насекомым-хозяином. Кроме того, в процессе выращивания потомства и тараканы из рода *Cryptocercus,* и термиты скармливают переваренную древесину молодняку через анус.

В колониях *Cryptocercus* , как и в сообществах термитов, принципиальную важность имеет передача бактерий-симбионтов и других микроорганизмов от одного поколения к другому. Сообщества у *Cryptocercus* – типичные семьи, где родители ухаживают за потомством до достижения полной зрелости, когда последние, в свою очередь, также становятся родителями. У термитов, занимающих одно из важнейших мест в мире насекомых, тоже есть семьи, но совсем иного рода. Большая часть потомства не становится родителями. Вместо этого они развиваются как рабочие особи и помогают своим родителям и другим рабочим. Иными словами, они способствуют росту сообщества. Так и возникает эусоциальность – потенциально наиболее сложный уровень общественной организации, где индивиды объединены необходимостью формировать целостную репродуктивную единицу. Будучи эусоциальными тараканами, термиты перешли с этапа общественной жизни, присущего роду *Cryptocercus,* формируемого преимущественно за счет индивидуального отбора, на следующий этап и создали сложные сообщества, в основном формируемые за счет группового отбора.

И это приводит нас к серьезному противоречию, которое давно пытается разрешить социобиология. Началось все с мысленного эксперимента, предложенного британским биологом Джоном Холдейном в 1950-х гг.

Этот великий ученый ввел в оборот понятие, позже названное родственным отбором. Мысленный эксперимент состоит в следующем: предположим, вы видите тонущего человека. Если вы попытаетесь его спасти, то подвергнете себя 10 %-ному риску случайной гибели. Предположим, что за ваше социальное поведение в данном случае отвечают только гены. Если утопающий для вас – посторонний человек, то его спасение не стоит того, чтобы идти на 10 %-ный риск и, соответственно, всех ваших генов. Ваши гены не получат каких-либо преимуществ от такой рискованной операции, даже если вам удастся спасти утопающего. Однако если утопающий – ваш брат, несущий половину ваших генов, то такой риск утраты ваших собственных генов уже имеет смысл. То есть с генетической точки зрения цена риска – это все, что имеет значение в процессе эволюции посредством естественного отбора.

Составив задачу таким образом, Холдейн обнаружил, что родственный отбор может влиять на развитие альтруистического поведения и, следовательно, на появление эусоциальных сообществ, таких как сообщества муравьев или людей, и влияние тем сильнее,

чем ближе связь между альтруистом и бенефициаром. Чем ближе родственная связь, тем больше у них общих генов, а следовательно, больше генов может быть передано следующему поколению. Холдейн образно выразил эту идею так: «Я бы отдал жизнь за двух братьев или восьмерых кузенов».

В 1964 г. британский генетик Уильям Гамильтон предположил, что родственный отбор может быть ключевым фактором для возникновения эусоциальных сообществ. Он предложил формулу родственного отбора, демонстрирующую, что такой отбор может способствовать распространению определенного признака, даже если обычный индивидуальный отбор для него неблагоприятен, при условии, что в этом есть выгода (B) для других членов группы, которая повышается с увеличением степени родства (R) и может превосходить цену гибели индивида (C). «Правило Гамильтона» (BR – C > 0) описывает тот порог, выше которого может развиваться альтруизм.

Столь замечательное выражение сложного процесса социальной эволюции в виде простой формулы привлекает необычайно большое внимание общественности (по крайней мере, до недавнего времени так и было) к «общему правилу Гамильтона» (HRG); его до сих пор изучают в рамках начальных курсов по социобиологии и эволюционной теории. К сожалению, со временем выяснилось, что у этой теории есть пагубные недостатки. Математики и биологи-эволюционисты с математической подготовкой утвердились во мнении, что ее невозможно считать ни корректным, ни даже сколько-нибудь полезным научным утверждением. В 2013 г. в журнале *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* мы с Мартином Новаком, Алексом Макэвоем и Бенджамином Алленом опубликовали статью, где утверждаем следующее:

> Математическое исследование HRG позволило выяснить три удивительных факта. Во-первых, HRG не обладает какой-либо предсказательной силой, поскольку и выгоду B, и цену для индивида C невозможно узнать заранее. Они зависят от данных, которые необходимо предсказать. В начале эксперимента B и C неизвестны, а потому нельзя сказать, что именно предсказывает правило Гамильтона. Когда эксперимент будет закончен, HRG даст значения B и C *задним числом* , так чтобы разность BR − C была положительной, если частота рассматриваемого признака повысилась, и отрицательной, если она снизилась. Но такие «предсказания» – просто перетасовка собранных данных, в которых уже есть информация о том, повысилась ли частота признака или же снизилась. В частности, параметры B и C зависят от изменения средней частоты признака.
>
> Второй удивительный факт об HRG: прогноз, существующий лишь в ретроспективе, не основывается на близости родственных связей или каком-либо ином аспекте популяционной структуры. Зачастую правило Гамильтона интерпретируется так: R выражает структуру популяции, а B и C характеризуют природу признака. Но существующее отклонение показывает, что такая интерпретация неверна. Все три показателя – B, R и C – это функции от популяционной структуры, тогда как BR − C – это функция, не зависящая от структуры популяции. Любая информация о том, кто с кем взаимодействует, утрачивается при вычислении значения BR − C.
>
> Третий факт об HRG: не существует эксперимента, который мог бы подтвердить или опровергнуть это правило. Все входные данные, независимо от того, биологические они или нет, формально согласуются с HRG. Эта согласованность – не следствие естественного отбора, а утверждение о наличии взаимосвязи между углами наклона в многовариантной линейной регрессии. Об этой связи статистической науке известно по крайней мере с 1897 г.

Такая же неопределенность, но еще сильнее выраженная, характерна и для предложенной Гамильтоном концепции «совокупной приспособленности». Правило Гамильтона расширяется попарно, от индивида к индивиду, пока не охватит всех членов колонии, когда можно определить, какую выгоду получает группа в целом от суммы всех

взаимодействий. Есть немногочисленная научная школа «теоретиков совокупной приспособленности», которые отстаивают эту идею, но нет каких-либо реальных наблюдений совокупной приспособленности – никому не удалось их представить даже чисто умозрительно.

Я допускаю, что критики теории совокупной приспособленности (к которым отношу и себя) могут ошибаться, и в будущем удастся сделать ее прямые измерения или дать хотя бы косвенную оценку. В таком случае гамильтоновская надстройка к родственному отбору действительно станет важным вкладом в социальную биологию. А пока открытия в области социогенеза придется делать с помощью старых (и значительно более интересных) методов – полевых и лабораторных наблюдений, ведущих к обобщениям, основанным на больших объемах собранных данных.

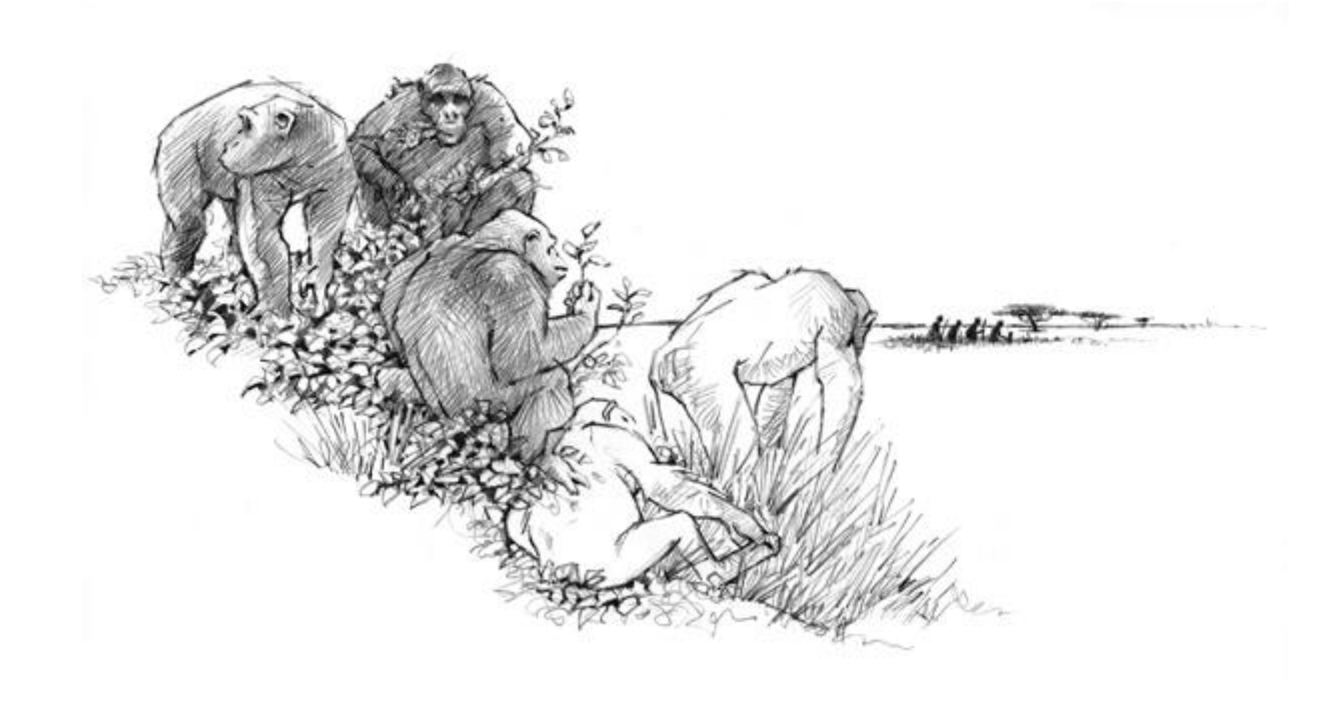
7
История человека

За последние 400 млн лет на суше появлялось большое количество крупных животных (массой 10 кг и более) – лишь для того, чтобы умереть и уступить место новым видам.

Сколько видов появилось? Сколько вымерло? Позвольте сделать отчасти обоснованное предположение. Если средняя продолжительность существования некого вида и его дочерних видов составляет около 1 млн лет (на основании геологических данных) и если по меньшей мере 1000 таких видов живет в одно и то же время, тогда (вероятно!) за всю историю Земли на ней существовало порядка 0,5 млрд видов.

Лишь один из множества видов достиг человеческого уровня интеллекта и социальной организации. После этого события на планете все изменилось. Не будет ни другого кандидата, ни продолжения соревнования. Победителем стал один необычайно удачливый вид приматов Старого Света. Появился он в Восточной и Южной Африке. Местами его обитания были тропические саванны, луга и полупустыни. Время появления – от 300 000 до 200 000 лет назад.

Основные события, предшествовавшие возникновению человечества, начали разворачиваться от 5 до 6 млн лет назад, когда один вид высших приматов разделился на два вида, дав начало двум эволюционным линиям, одна из которых привела к появлению современного *Homo sapiens* , а другая – к двум ныне живущим видам шимпанзе: обыкновенного шимпанзе (*Pan troglodytes*) и его более мелкого и схожего с человеком собрата бонобо (*Pan paniscus*).



Африканские приматы наблюдают за тем, как охотничья партия их конкурентов-людей пересекает саванну

Представители обеих линий стали преимущественно жить на земле, а не на деревьях, причем предки человека на земле проводили больше времени, чем предки шимпанзе. Предшественники шимпанзе могли неуклюже бегать на задних конечностях или же на всех четырех. Не позднее 4,4 млн лет назад старейший известный предшественник человека, *Ardipithecus ramidus* , уже уверенно ходил на удлинившихся ногах, все еще сохраняя длинные руки и способность ловко передвигаться по деревьям.

Это был, скажем так, первый шаг к жизни на земле, которым *Ardipithecus ramidus* или другой близкий к нему вид положил начало линии австралопитеков, располагавшейся уже значительно ближе к современному человеку, чем *Ardipithecus* , как в плане общей анатомии, так и в способности к прямохождению. Прямохождение потребовало изменений во всем теле, с чем естественный отбор благополучно справился. Ноги стали длиннее и прямее, удлинились стопы, что обеспечило возможности для более экономной локомоции посредством покачивающегося движения. Таз принял форму полого сосуда, чтобы вместить внутренние органы. У *Ardipithecus* центр тяжести был уже над ногами, а не на уровне живота и спины, как у шимпанзе и других человекоподобных высших приматов.

Среди австралопитеков известно множество видов – все они были прямоходящими и обладали телами, очень близкими к современному человеку. Около 3,5–2 млн лет назад четыре вида *Australopithecus* (*A. afarensis, A. bahrelghazali, A. deyiremeda, A. platyops*) и близкий к ним *Kenyanthropus* могли существовать одновременно в Восточной и Центральной Африке. Насколько мы можем судить по фрагментарным останкам, австралопитеки, судя по всему, представляли собой результат процесса, который специалисты по эволюционной биологии называют адаптивной радиацией[4]. Различия в зубах и челюстях являются отражением пищевой специализации конкурировавших видов. В

[4] Адаптивная радиация – адаптация родственных групп организмов к систематическим нерезким однонаправленным изменениям условий окружающей среды. Концепцию адаптивной радиации, которая развивала идею Ч. Дарвина о дивергенции, независимо сформулировали В. О. Ковалевский (1875) и Г. Осборн (1915). – *Прим. пер.*

целом чем крупнее и тяжелее зубы и кости челюстей в сравнении с размерами всего черепа, тем более грубую растительную пищу могла включать диета австралопитеков.

Адаптивная радиация приводит к появлению близкородственных видов и обычно уменьшает конкуренцию, позволяя им сосуществовать в одном географическом районе. Там, где виды контактируют друг с другом, они обычно начинают расходиться в плане анатомии и поведения, в результате чего конкуренция снижается еще больше. Этот феномен, который называют смещением признака, мог играть важную роль в ходе всей эволюции человека.

Понимание процессов видообразования и последующей частичной гибридизации, смещения признаков, а также адаптивной радиации может помочь объяснить высокую изменчивость, встречающуюся у большинства предков человека. Среди них – одни из первых представителей рода *Homo* , в том числе *Homo habilis* , недавно обнаруженный Дманисский гоминид (Грузия), ранее известный как *Homo georgicus* , и *Homo naledi* из ЮАР. Еще одна загадка, которую предстоит решить, – это связь между неандертальцами, денисовцами и *Homo sapiens* , а также конкуренция между этими эволюционными группами.

Человечество возникло в африканской саванне как продолжение эволюционной линии австралопитеков и прошло практически по тому же пути, что и другие эусоциальные виды. Важнейшим стимулом социальной эволюции была конкуренция между группами, зачастую с применением насилия. Окончательный переход на уровень *Homo* обеспечило сочетание нескольких факторов: изначально крупный мозг, использование огня, а также преимущества, обеспечиваемые тесным сотрудничеством членов группы

Один из принципов эволюционной биологии, который может помочь при исследовании ранних этапов эволюции человека, – это составная эволюция. «Недостающие звенья» между видами, от примитивных к более развитым, обычно похожи на мозаику: некоторые аспекты анатомии, как правило, более развиты, чем другие. Причина в том, что разные признаки эволюционируют с неодинаковой скоростью. Замечательным примером являются старейшие окаменелости мезозойских муравьев, обнаруженные в Нью-Джерси, – им около 90 млн лет, на 25 млн лет больше, чем более ранним находкам. Они оказались своеобразным кусочком мозаики, переходным звеном между древними осами и первыми муравьями. В частности, мандибулы у них больше схожи с мандибулами ос, петиоль и метаплевральная железа ближе к муравьям, а усики – нечто среднее между осами и муравьями. Будучи первым, кто их исследовал, я назвал их *Sphecomyrma* , то есть «оса-муравей».

Замечательный пример мозаичной эволюции наших предков дает *Homo naledi* – вид, описанный в 2015 г. на основании большого количества окаменелостей, найденных в пещере Восходящая звезда (ЮАР). Некоторые части тела *H. naledi* , в особенности руки, ступни и элементы черепа, очень близки по строению к современному человеку. Однако мозг *H. naledi* размером с апельсин – между 450 см3 и 550 см3, то есть ближе к шимпанзе, чем к современным людям, и в пределах нормы для австралопитеков.

Важнейшим событием в эволюционной предыстории человечества стало появление *Homo habilis* около 2–3 млн лет назад. Леса отступали, более распространенными типами ландшафта становились сочетания саванн, лугов и недавно изолированных участков сухих перелесков. Гоминиды (австралопитеки и первые *Homo*) перешли с диеты, основанной практически полностью на С3-фотосинтезе (деревья и кустарники – практически такая же, как у современных шимпанзе), к питанию, основанному на С4-фотосинтезе, который преобладает среди злаков, осоковых и суккулентов, типичных для тропических саванн и пустынь.

Австралопитеки жили в местах не только с разной растительностью – другие базовые характеристики экосистем тоже имели существенные различия. Ландшафт сделался более открытым, поэтому замечать и выслеживать крупных животных, а также избегать встреч с хищниками стало проще. Это также облегчало передвижение по пересеченной местности.

Характерной особенностью саванн (и крайне важной для возникновения человечества) являются частые пожары, возникающие в результате ударов молний. При сильном ветре пожары быстро распространялись по саванне, оставляя после себя запеченные туши животных. Теперь падальщикам, скорее всего, перепадало больше мяса, причем не только мышей или ящериц, но и более крупных животных. Даже небольшое увеличение доли мяса в рационе давало существенные преимущества. Судя по всему, мясо – это лучшее питание для существ, имеющих значительные ограничения в плане калорийности пищи. В пересчете на грамм его энергетическая ценность выше, чем у фруктов и овощей.

Передвигаясь группами по контролируемой ими территории, современные шимпанзе собирают фрукты и другую растительную пищу. Когда они находят плодоносящее дерево, то созывают остальных членов группы. Лишь небольшую часть их рациона составляет мясо мартышек-верветок, на которых совместно охотятся некоторые самцы. Иногда они делятся добытым мясом с другими членами группы.

В поисках пищи на подвергшейся пожару местности популяция австралопитеков, вероятно испытывая давление со стороны конкурирующих видов, обратилась к сбору падали, что стало существенным дополнением их рациона, который изначально был преимущественно растительным. Сбор падали и охота становятся более эффективными, если организовать охраняемую стоянку, откуда разведчики и охотники отправляются за добычей, в то время как часть взрослых членов группы и молодняк остаются на стоянке.

Полагаю, с этого момента все было готово для быстрой эволюции мозга. Мою уверенность разделяют многие антропологи и биологи. В сущности, человек пришел к эусоциальности практически тем же путем, что и ряд других млекопитающих, например африканская гиеновидная собака. Они создавали логово, при этом одна часть группы оставалась на страже, а другая отправлялась за добычей. После возвращения охотников и собирателей пищу можно было распределить между всеми членами группы. Такая адаптация привела к кооперации и разделению труда на основе относительно высокого уровня социального интеллекта.

Большинство ученых считают наиболее вероятным следующий сценарий. Около миллиона лет назад человек научился контролировать огонь. Научившись переносить добытые на пожарищах тлеющие головни в нужное место, наши предки смогли значительно улучшить многие стороны своей жизни. Владение огнем дополнительно увеличило долю мяса в рационе благодаря тому, что с помощью огня можно было как спугнуть добычу с насиженного места, так и загнать ее в ловушку. Туша животного, убитого низовым пожаром, обычно оказывается запеченной. Даже для первых плотоядных *Homo* термически обработанные мясо, сухожилия и кости обеспечивали значительные преимущества в сравнении с сырой пищей. В ходе последующей эволюции челюсти и пищеварительная система человека развивались с отбором в пользу термически обработанного мяса и овощей. Приготовление пищи, таким образом, стало универсальным человеческим признаком. Приготовление пищи и ее совместное употребление стали мощным инструментом установления социальных связей.

Тлеющие головни, которые можно было переносить из одной стоянки в другую, были важным ресурсом, сравнимым по значению с мясом, фруктами и оружием. Ветви деревьев и хворост могут тлеть часами. При наличии запасов мяса и огня для его приготовления, стоянка охотников-собирателей могла находиться на одном месте до нескольких дней – был смысл в том, чтобы ее охранять. Такое гнездо, если мы будем пользоваться биологическим языком, – это предвестник эусоциальности у всех известных видов. Есть данные о древних стоянках и орудиях вплоть до *Homo erectus* – нашего предка, размеры мозга которого находятся между *Homo habilis* и современным *Homo sapiens* .

Вместе с использованием огня появилось разделение труда. Это можно сравнить с высвобождением взведенной пружины. Я имею в виду, что в группах уже существовала предрасположенность к самоорганизации в структуры руководства и подчинения. Кроме того, были и различия между мужчинами и женщинами, а также между молодежью и

стариками. В каждой группе были представители с различными лидерскими способностями и склонностью к тому, чтобы подолгу оставаться на одной стоянке. Неизбежным результатом таких предварительных адаптаций стало, как и у других эусоциальных животных, комплексное разделение труда.

За всем этим последовала самая быстрая в известной естественной истории эволюция сложного биологического органа. У австралопитеков объем мозга составлял 400–500 см3, у *Homo habilis* он был уже больше и увеличился до 900 см3 у *Homo erectus* – прямого европейского и азиатского предка *Homo sapiens* , и, наконец, достиг 1400 см3 у нашего вида.

Групповой отбор играл основную роль в эволюции человеческих сообществ, хотя индивидуальный отбор тоже имел место. Чтобы лучше разобраться в том, что мы знаем о зарождении человечества (или, по крайней мере, думаем, что знаем), будет полезно еще раз рассмотреть более примитивную организацию сообществ у наших филогенетических собратьев – шимпанзе и бонобо. В их инстинктивном поведении наблюдается тонкий слой культуры. Эти высшие африканские приматы живут в сообществах численностью до 150 особей. Они защищают свою территорию, нередко прибегая к насилию. Сообщество состоит из постоянно изменяющихся подгрупп, каждая из которых обычно состоит из 5–10 особей. Агрессивное поведение может возникать как между сообществами, так и между подгруппами, причем между подгруппами такое случается чаще.

На уровне отдельных подгрупп наиболее агрессивны самцы. Их цель – личный и групповой статус и доминирование.

Молодые самцы часто формируют партии и устраивают приграничные набеги, цель которых, очевидно, состоит в том, чтобы убивать или изгонять членов других сообществ и получать контроль над их территориями. Такое поведение шимпанзе в естественных условиях описано в работах Джона Митани из Мичиганского университета и его коллег из Национального парка Кибале (Уганда). Война (точнее, серия приграничных набегов) продолжалась более 10 лет.

Ход кампании в целом удивительно напоминает поведение людей. Раз в 10–14 дней группа численностью до 20 самцов проникает на территорию другого сообщества. Продвигаясь колонной и стараясь издавать как можно меньше шума, патруль осматривает местность – от поверхности земли до верхушек деревьев. Они настораживаются при каждом подозрительном звуке. Встретив более многочисленную группу, захватчики нарушают строй и отступают на свою территорию. Если же им попадается одинокий самец, они набрасываются на него и убивают. Когда им встречается самка, ее обычно отпускают. Однако делают они это не из галантности. Если она с детенышем, захватчики отберут его у матери, убьют и съедят. В итоге, после жестоких и продолжительных рейдов, одно из сообществ покинуло свои территории, а захватчики просто заняли их земли, увеличив владения своего сообщества на 22 %.

Многие антропологи разумно предположили, что пограничные стычки и убийства среди шимпанзе – результат контактов с людьми. Вырубка лесов (то есть уничтожение среды обитания), появление новых болезней (принесенных людьми) и охота людей на шимпанзе привели к тому, что агрессивность последних повысилась до ненормального уровня. Однако некоторые антропологи придерживались конкурирующей гипотезы, основанной на эволюционной биологии, и сочли такое поведение генетической адаптацией, эволюционировавшей без влияния человека.

В 2014 г. международным коллективом антропологов и биологов была опубликована работа, в которой были собраны все доступные сведения о совершенных шимпанзе убийствах. Выяснилось, что более 90 % всех нападений совершали самцы. Две трети нападений были направлены против других сообществ, а не подгрупп в рамках одного сообщества. Степень агрессивности сильно отличалась в разных сообществах, но корреляции с деятельностью человека обнаружить не удалось. Очевидно, что сообщество шимпанзе, выходящее победителем из пограничного конфликта, увеличивает шансы на выживание и рост. Другими словами, у шимпанзе война стимулирует групповой отбор. Смертоубийство в

ходе военных действий между сообществами людей случается так часто, что его можно считать адаптивным инстинктом для нашего вида. Мало того что это практически глобальное явление – уровень смертности в ходе таких конфликтов среди людей совпадает с уровнем смертности у шимпанзе. Дополнительные данные приведены в таблице далее.

Сообщества охотников-собирателей, о которых мы знаем по археологическим данным и нескольким дожившим до наших дней группам, позволяют многое узнать о возникновении человечества как вида. Люди жили группами, состоящими преимущественно из родственников. Они были связаны с другими группами родственными и брачными узами. Они были лояльны к определенной совокупности групп в целом, хотя это и не было гарантией от убийств или карательных рейдов. Как правило, они были подозрительны, боязливы, а иногда и открыто враждебны в отношении других сообществ. Смертоубийство было в порядке вещей. Доколониальное население Австралии дало нам полезные сведения. Азар Гат, исследователь из Тель-Авивского университета, пишет: «На основании обширных данных, собранных по всем изначально заселенным аборигенами территориям Австралии (*единственный* континент охотников-собирателей), мы можем заключить, что применение насилия людьми, в том числе в ходе массовых сражений, существовало на всех социальных уровнях, при любой плотности населения, даже в условиях простейшей общественной организации, в любой среде»[5].

Хотя в плане непосредственного ведения боя племенная агрессия у людей имеет много сходств с таковой у шимпанзе, на индивидуальном уровне она организована значительно сложнее. Наиболее детальные описания представлены в работах Наполеона Шаньона и других антропологов о племенах яномáмо, живущих на севере Амазонского бассейна. Агрессивные действия имеют территориальный характер – в том смысле, что деревни часто враждуют между собой, в результате чего те из них, что насчитывают менее 40 жителей, долго существовать не могут. По мере усложнения индивидуальных отношений происходит размывание структуры родственных групп. Зачастую индивиды, живущие в разных деревнях и не являющиеся близкими родственниками, формируют коалиции. Это мужчины одного возраста, как правило, родственники по материнской линии. Вместе убивая врагов, они зарабатывают престиж среди сородичей и становятся частью особой касты, называемой *унокаи* . Обычно они живут в одной деревне.

Уровень формирующихся коалиций и союзов отражает различия в социальной структуре, отличающие людей от шимпанзе и других общественных приматов. Но обусловленная этим организация не умаляет важности конкуренции на уровне групп как движущей силы социальной эволюции человека. Напротив, совершенно логично, что культурная эволюция благоприятствовала таким союзам в ходе всей истории человечества. Как показывают математические модели Максима Дерекса и его коллег из университета Монпелье, размер группы и сложность культуры взаимно усиливают коэволюцию наследственности и культуры.

Чем больше размер группы, тем чаще внутри нее возникают инновации. Общинное знание деградирует медленнее, а культурное многообразие сохраняется полнее и дольше.

Доля смертности взрослого населения в результате военных действий от общей смертности взрослых (на основе археологических и этнографических данных)

«До настоящего времени» в среднем столбце означает «до 2008 г.»

[По: *Сэмюэль Боулз* . Влияние военных действий между древними охотниками-собирателями на эволюцию социального поведения человека (Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors?). Science 324 (5932): 1295 (2009). Первичные ссылки в приведенную таблицу не включены.]

[5] Gat A. The Causes of War & the Spread of Peace. – Oxford University Press, 2017.

Место раскопок	Археологические данные, прибл. датировка (лет до наст. времени)	Доля смертности взрослых в результате военных действий
Британская Колумбия (30 мест)	5500–334	0,23
Нубия (участок 117)	14 000–12 000	0,46
Нубия (рядом с уч. 117)	14 000–12 000	0,03
Васильевка III, Украина	11 000	0,21
Волосское, Украина	«Эпипалеолит»	0,22
Ю. Калифорния (28 мест)	5500–628	0,06
Центральная Калифорния	3500–500	0,05
Швеция (Скатехольм 1)	6100	0,07
Центральная Калифорния	2415–1773	0,08
Сарай-нахар-рай, Сев. Индия	3140–2854	0,30

Центральная Калифорния (2 места)	2240–238	0,04
Гоберо, Нигер	16 000–8 200	0,00
Калумната, Алжир	8300–7300	0,04
О-в Тевьек, Франция	6 600	0,12
Богебаккен, Дания	6300–5800	0,12

Популяция, регион	Этнографические данные (даты)	Доля смертности взрослых в результате военных действий
Аче, Вост. Парагвай*	До контакта (1970)	0,30
Хиви, Венесуэла — Колумбия*	До контакта (1960)	0,17
Мурнгин, С. — В. Австралия*†	1910–1930	0,21
Айорео, Боливия — Парагвай‡	1920–1979	0,15
Тиви, С. Австралия §	1893–1903	0,10
Модóки, С. Калифорния §	«Аборигенная эпоха»	0,13
Касигуран Агта, Филиппины *	1936–1950	0,05
Анбара, С. Австралия *†“	1950–1960	0,04

* Собиратели.

† Мореходы.

‡ Собиратели-земледельцы (в зависимости от времени года).

§ Оседлые охотники-собиратели.

“ Недавно осевшие.



Рассказчик историй из племени бушменов жуцъоанси

Палеонтологи все больше сходятся во мнении, что наш вид – и огромные массивы памяти, являющиеся его определяющей характеристикой, – были выкованы в свете костров, горевших на африканских стоянках наших предков. Импульсом стало употребление термически обработанного мяса, как я уже упоминал ранее, сначала в результате пожара, вызванного ударом молнии, а впоследствии – при контролируемом использовании огня. Приготовленное мясо дает много энергии и хорошо переваривается, его легко транспортировать. Все это привело к усилению связей между членами группы, а также способствовало развитию общения и разделения труда. В процессе эволюции разума появились кооперация и альтруистическое поведение на благо группы в целом. Социальный интеллект стал одним из важнейших качеств человека.

О чем говорили в своих становищах первые *Homo* (начиная, вероятно, с популяций уровня *habilis*), мы можем лишь гадать. Однако общее представление о содержании этих разговоров можно составить, если изучить беседы, которые ведут современные охотники-собиратели. Учитывая важность этих данных, удивительно то, насколько поздно появились работы, посвященные тщательному анализу таких разговоров. Полли Висснер, автор одной из таких работ, посвященной южноафриканскому племени жуцъоанси (къхунг), выделяет поразительное отличие между «дневными разговорами», сосредоточенными вокруг сбора пищи, распределения ресурсов и других экономических вопросов, и «ночными разговорами», преимущественно наполненными историями, некоторые из которых носят бытовой характер и посвящены ныне живущим индивидам, а другие имеют более увлекательный сюжет и легко переходят в пение, танцы или религиозные беседы. Ночью значительная часть разговоров – около 40 % – состоит из историй, еще 40 % – из мифов. Днем же разговоры лишь иногда включали истории и никогда – мифы.

> Ближе к вечеру семьи собираются у своих костров на ужин. После ужина и наступления темноты дневные заботы отступают, и люди приходят в более расслабленное состояние; те, кто был настроен подходящим образом, собирались вокруг отдельных костров, чтобы говорить, музицировать или танцевать. Иногда

собирались большие группы, иногда – группы поменьше. Центральные темы разговоров кардинально менялись, когда экономические и социальные вопросы отступали на второй план. На это время приходится 81 % наиболее продолжительных разговоров…

Истории рассказывают и мужчины, и женщины, в особенности люди старшего возраста, в совершенстве овладевшие этим мастерством. Лидеры стоянок часто оказывались хорошими рассказчиками, однако не только они. Среди лучших рассказчиков в 1970-х гг. двое были слепыми, но остальные члены группы очень заботились о них и ценили за чувство юмора и вербальные навыки. Истории были выгодны для обеих сторон: хорошие рассказчики получали всеобщее признание по мере распространения их историй. Слушатели получали не только развлечение, но и доступ к опыту других людей без прямых личных затрат. Поскольку рассказы историй очень важны для получения и сохранения знаний о людях за пределами стоянки, скорее всего, существовал мощный социальный отбор по признаку способностей к лингвистическим манипуляциям для передачи характеров и эмоций[6].

Начиная с первых представителей рода *Homo* , по мере увеличения объема мозга, скорее всего, росли и временные затраты на социальные взаимодействия. Робин Данбар из Оксфордского университета первым высказал предположение о существовании такой тенденции. Он использовал две взаимосвязи, существующие в сообществах современных обезьян и высших приматов: во-первых, продолжительность груминга в зависимости от размера группы; во-вторых, отношение размера группы к объему черепа среди высших приматов. Если экстраполировать этот метод – с известными ограничениями – на австралопитеков и произошедшие от них виды *Homo* , то можно сделать вывод: «необходимое социальное время» увеличивалось постепенно; среди ранних *Homo* оно составляло 1–2 часа в день, а у современных людей достигает 4–5 часов. Другими словами, более продолжительное социальное взаимодействие – это важнейшая составляющая эволюции мозга и интеллекта.

Благодарности

Я благодарен всем, кто внес вклад в эту работу, в частности Кейтлин Хортон (Гарвардский университет) и Роберту Вейлу из Liveright Publishing Corporation за советы и поддержку; Джеймсу Косте – за неоценимый вклад в исследование субсоциальных этапов развития членистоногих, приведших к эусоциальной стадии эволюции.

Библиография и рекомендуемая литература

Глава 1.
В ПОИСКАХ ОТВЕТОВ НА ВОПРОСЫ БЫТИЯ

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species* (London: John Murray).

Haidt, J. 2012. *The Righteous Mind: Why Good People Are Divided by Politics and Religion* (New York: Pantheon Books).

Ruse, M., and J. Travis, eds. 2009. *Evolution: The First Four Billion Years* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Standen, E. M., T. Y. Du, and H. C. E. Larsson. 2014. Developmental plasticity and the origin

---

[6] Wiessner, P. W. 2014. Embers of society: Firelight talk among the Ju/’hoansi Bushmen. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 111 (39): 14027–14035.

of tetrapods. *Nature* 513 (7516): 54–58.
West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution* (New York: Oxford University Press).
Wilson, E. O. 2014. *The Meaning of Human Existence* (New York: Liveright).
Wilson, E. O. 2015. *The Social Conquest of Earth* (New York: Liveright).

Глава 2.
ВЕЛИКИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПЕРЕХОДЫ

An, J. H., E. Goo, H. Kim, Y-S. Seo, and I. Hwang. 2014. Bacterial quorum sensing and metabolic slowing in a cooperative population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (41): 14912–14917.
Maynard Smith, J., and E. Szathmáry. 1995. *The Major Transitions of Evolution* (New York: W. H. Freeman Spektrum).
Miller, M. B., and B. L. Bassler. 2001. Quorum sensing in bacteria. *Annual Review of Microbiology* 55: 165–199.
Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Глава 3.
ДИЛЕММА ВЕЛИКИХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПЕРЕХОДОВ И ЕЕ РЕШЕНИЕ

Boehm, C. 2012. *Moral Origins: The Evolution of Virtue, Altruism, and Shame* (New York: Basic Books).
Graziano, M. S. N. 2013. *Consciousness and the Social Brain* (New York: Oxford University Press).
Haidt, J. 2012. *The Righteous Mind: Why Good People Are Divided by Politics and Religion* (New York: Pantheon Books).
Li, L., H. Peng, J. Kurths, Y. Yang, and H. J. Schellnhuber. 2014. Chaos-order transition in foraging behavior of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (23): 8392–8397.
Pruitt, J. N. 2013. A real-time eco-evolutionary dead-end strategy is mediated by the traits of lineage progenitors and interactions with colony invaders. *Ecology Letters* 16: 879–886.
Ruse, M., ed. 2009. *Philosophy After Darwin* (Princeton, NJ: Princeton University Press).
Wilson, E. O. 2014. *The Meaning of Human Existence* (New York: Liveright).
Wright, C. M., C. T. Holbrook, and J. N. Pruitt. 2014. Animal personality aligns task specialization and task proficiency in a spider society. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (26): 9533–9537.

Глава 4.
СТУПЕНИ СОЦИАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species* (London: John Murray).
Dunlap, A. S., and D. W. Stephens. 2014. Experimental evolution of prepared learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 11 (32): 11750–11755.
Hendrickson, H., and P. B. Rainey. 2012. How the unicorn got its horn. *Nature* 489 (7417): 504–505.
Hutchinson, J. 2014. Dynasty of the plastic fish. *Nature* 513 (7516): 37–38.
Maynard Smith, J., and E. Szathmáry. 1995. *The Major Transitions in Evolution* (New York: W. H. Freeman Spektrum).
Melo, D., and G. Marroig. 2015. Directional selection can drive the evolution of modularity in complex traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (2): 470–475.

Standen, E. M., T. Y. Du, and H. C. E. Larsson. 2014. Developmental plasticity and the origin of tetrapods. *Nature* 513 (7516): 54–58.

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution* (New York: Oxford University Press).

Глава 5.
ПОСЛЕДНИЕ ШАГИ НА ПУТИ К ЭУСОЦИАЛЬНОСТИ

Bang, A., and R. Gadagkar. 2012. Reproductive queue without overt conflict in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109 (36): 14494–14499.

Biedermann, P. H. W., and M. Taborsky. 2011. Larval helpers and age polyethism in ambrosia beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 108 (41): 17064–17069.

Cockburn, A. 1998. Evolution of helping in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 29: 141–177.

Costa, J. T. 2006. *The Other Insect Societies* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Derex, M., M.-P. Beugin, B. Godelle, and M. Raymond. 2013. Experimental evidence for the influence of group size on cultural complexity. *Nature* 503 (7476): 389–391.

Evans, H. E. 1958. The evolution of social life in wasps. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology* 2: 449–451.

Hölldobler, B., and E. O. Wilson. *The Ants* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Hunt, J. H. 2011. A conceptual model for the origin of worker behaviour and adaptation of eusociality. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1–19.

Liu, J., R. Martinez-Corral, A. Prindle, D.-Y. D. Lee, J. Larkin, M. Gabalda-Sagarra, J. Garcia-Ojalvo, and G. M. Süel. 2017. Coupling between distant biofilms and emergence of nutrient time-sharing. *Science* 356 (6338): 638–642.

Michener, C. D. 1958. The evolution of social life in bees. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology* 2: 441–447.

Nalepa, C. A. 2015. Origin of termite eusociality: Trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environment. *Ecological Entomology* 40 (4): 323–335.

Pruitt, J. N. 2012. Behavioural traits of colony founders affect the life history of their colonies. *Ecology Letters* 15: 1026–1032.

Rendueles, O., P. C. Zee, I. Dinkelacker, M. Amherd, S. Wielgoss, and G. J. Velicer. 2015. Rapid and widespread de novo evolution of kin discrimination. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (29): 9076–9081.

Richerson, P. 2013. Group size determines cultural complexity. *Nature* 503 (7476): 351–352.

Rosenthal, S. B., C. R. Twomey, A. T. Hartnett, H. S. Wu, and I. D. Couzin. 2015. Revealing the hidden networks of interaction in mobile animal groups allows prediction of complex behavioral contagion. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (15): 4690–4695.

Szathmáry, E. 2011. To group or not to group? *Science* 334 (6063): 1648–1649.

Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Wilson, E. O. 1978. *On Human Nature* (Cambridge, MA: Harvard University Press).

Wilson, E. O. 2008. One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. *BioScience* 58 (1): 17–25.

Wilson, E. O., and M. A. Nowak. 2014. Natural selection drives the evolution of ant life cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (35): 12585–12590.

Глава 6. **ГРУППОВОЙ ОТБОР**

Abbot, P., J. H. Withgott, and N. A. Moran. 2001. Genetic conflict and conditional altruism in social aphid colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98 (21): 12068–12071.

Abouheif, E., and G. A. Wray. 2002. Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. *Science* 297 (5579): 249–252.

Adams, E. S., and M. T. Balas. 1999. Worker discrimination among queens in newly founded colonies of the fire ant *Solenopsis invicta. Behavioral Ecology and Sociobiology* 45 (5): 330–338.

Allen, B., M. A. Nowak, and E. O. Wilson. 2013. Limitations of inclusive fitness. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 110 (50): 20135–20139.

Avila, P., and L. Fromhage. 2015. No synergy needed: Ecological constraints favor the evolution of eusociality. *American Naturalist* 186 (1): 31–40.

Bang, A., and R. Gadagkar. 2012. Reproductive queue without overt conflict in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109 (36): 14494–14499.

Birch, J., and S. Okasha. 2015. Kin selection and its critics. *Bio-Science* 65 (1): 22–32.

Boehm, C. 2012. *Moral Origins: The Evolution of Virtue, Altruism, and Shame* (New York: Basic Books).

Bourke, A. F. G. 2013. A social rearrangement: Genes and queens.
Nature 493 (7434): 612.

De Vladar, H. P., and E. Szathmáry. 2017. Beyond Hamilton's rule. *Science* 356 (6337): 485–486.

Gat, A. 2018. Long childhood, family networks, and cultural exclusivity: Missing links in the debate over human group selection and altruism. *Evolutionary Studies in Imaginative Culture* 2 (1): 49–58.

Haidt, J. 2012. *The Righteous Mind: Why Good People Are Divided by Politics and Religion* (New York: Pantheon Books).

Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 2009. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies* (New York: W. W. Norton).

Hunt, J. H. 2018. An origin of eusociality without kin selection. In preparation.

Kapheim, K. M., et al. 2015. Genomic signatures of evolutionary transitions from solitary to group living. *Science* 348 (6239): 1139–1142.

Linksvayer, T. 2014. Evolutionary biology: Survival of the fittest group. *Nature* 514 (7522): 308–309.

Mank, J. E. 2013. A social rearrangement: Chromosome mysteries. *Nature* 493 (7434): 612–613.

Nalepa, C. I. 2015. Origin of termite eusociality: Trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environments. *Ecological Entomology* 40 (4): 323–335.

Nowak, M. A., A. McAvoy, B. Allen, and E. O. Wilson. 2017. The general form of Hamilton's rule makes no predictions and cannot be tested empirically. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 114 (22): 5665–5670.

Oster, G. F., and E. O. Wilson. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects* (Princeton, NJ: Princeton University Press).

Pruitt, J. N. 2012. Behavioural traits of colony founders affect the life history of their colonies. *Ecology Letters* 15: 1026–1032.

Pruitt, J. N. 2013. A real-time eco-evolutionary dead-end strategy is mediated by the traits of lineage progenitors and interactions with colony invaders. *Ecology Letters* 16: 879–886.

Pruitt, J. N., and C. J. Goodnight. 2014. Site-specific group selection drives locally adapted group compositions. *Nature* 514 (7522): 359–362.

Rendueles, O., P. C. Zee, I. Dinkelacker, M. Amherd, S. Wielgoss, and G. J. Velicer. 2015.

Rapid and widespread de novo evolution of kin discrimination. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (29): 9076–9081.

Ruse, M., and J. Travis, eds. 2009. *Evolution: The First Four Billion Years* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Science and Technology: Ecology. 2015. Pack power. *The Economist* , 30 May: 79–80.

Shbailat, S. J., and E. Abouheif. 2013. The wing patterning network in the wingless castes of myrmicine and formicine species is a mix of evolutionarily labile and non-labile genes. *Journal of Experimental Zoology* (*Part B: Molecular and Developmental Evolution*) 320: 74–83.

Silk, J. B. 2014. Animal behaviour: The evolutionary roots of lethal conflict. *Nature* 513 (7518): 321–322.

Teseo, S., D. J. Kronauer, P. Jaisson, and N. Châline. 2013. Enforcement of reproductive synchrony via policing in a clonal ant. *Current Biology* 23 (4): 328–332.

Thompson, F. J., M. A. Cant, H. H. Marshall, E. I. K. Vitikainen, J. L. Sanderson, H. J. Nichols, J. S. Gilchrist, M. B. V. Bell, A. J. Young, S. J. Hodge, and R. A. Johnstone. 2017. Explaining negative kin discrimination in a cooperative mammal society. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 114 (20): 5207–5212.

Tschinkel, W. R. 2006. *The Fire Ants* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press).

Wang, J., Y. Wurm, M. Nipitwattanaphon, O. Riba-Grognuz, Y.-C. Huang, D. Shoemaker, and L. Keller. 2013. A Y-like social chromosome causes alternative colony organization in fire ants. *Nature* 493 (7434): 664–668.

Wilson, D. S., and E. O. Wilson. 2007. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Quarterly Review of Biology* 82 (4): 327–348.

Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies* (Cambridge, MA: Harvard University Press).

Wilson, E. O. 2008. One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. *BioScience* 58 (1): 17–24.

Wilson, E. O. 2012. *The Social Conquest of Earth* (New York: Liveright).

Wilson, M. L., et al. 2014. Lethal aggression in *Pan* is better explained by adaptive strategies than human impacts. *Nature* 513 (7518): 414–417.

Wright, C. M., C. T. Holbrook, and J. N. Pruitt. 2014. Animal personality aligns task specialization and task proficiency in a spider society. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (26): 9533–9537.

Глава 7.
ИСТОРИЯ ЧЕЛОВЕКА

Aanen, D. K., and T. Blisseling. 2014. The birth of cooperation. *Science* 345 (6192): 29–30.

An, J. H., E. Goo, H. Kim, Y.-S. Seo, and I. Hwang. 2014. Bacterial quorum sensing and metabolic slowing in a cooperative population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (41): 14912–14917.

Antón, S. C., R. Potts, and L. C. Aiello. 2014. Evolution of early *Homo* : An integrated biological perspective. *Science* 345 (6192): 45.

Barragan, R. C., and C. S. Dweck. 2014. Rethinking natural altruism: Simple reciprocal interactions trigger children’s benevolence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (48): 17071–17074.

Bateman, T. S., and A. M. Hess. 2015. Different personal propensities among scientists relate to deeper vs. broader knowledge contributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (12): 3653–3658.

Boardman, J. D., B. W. Domingue, and J. M. Fletcher. 2012. How social and genetic factors predict friendship networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109 (43): 17377–17381.

Boehm, C. 2012. *Moral Origins: The Evolution of Virtue, Altruism, and Shame* (New York:

Basic Books).

Botero, C. A., B. Gardner, K. R. Kirby, J. Bulbulia, M. C. Gavin, and R. D. Gray. 2014. The ecology of religious beliefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (47): 16784–16789.

Brown, K. S., C. W. Marean, Z. Jacobs, B. J. Schoville, S. Oestmo, E. C. Fisher, J. Bernatchez, P. Karkanas, and T. Matthews. 2012. An early and enduring advanced technology originating 71,000 years ago in South Africa. *Nature* 491 (7425): 590–593.

Cockburn, A. 1998. Evolution of helping in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 29: 141–177.

Crockett, M. J., Z. Kurth-Nelson, J. Z. Siegel, P. Dayan, and R. J. Dolan. 2014. Harm to others outweighs harm to self in moral decision making. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (48): 17320–17325.

Di Cesare, G., C. Di Dio, M. Marchi, and G. Rizzolatti. 2015. Expressing our internal states and understanding those of others. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (33): 10331–10335.

Dunbar, R. I. M. 2014. How conversations around campfires came to be. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (39): 14013–14014.

Flannery, K. V., and J. Marcus. 2012. *The Creation of Inequality: How Our Prehistoric Ancestors Set the Stage for Monarchy, Slavery, and Empire* (Cambridge, MA: Harvard University Press).

Foer, J. 2015. It's time for a conversation (dolphin intelligence). *National Geographic* 227 (5): 30–55.

Gallo, E., and C. Yan. 2015. The effects of reputational and social knowledge on cooperation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (12): 3647–3652.

Gintis, H. 2016. *Individuality and Entanglement: The Moral and Material Bases of Social Life* (Princeton, NJ: Princeton University Press).

Gómez, J. M., M. Verdu, A. González-Megías, and M. Méndez. 2016. The phylogenetic roots of human lethal violence. *Nature* 538 (7624): 233–237.

González-Forero, M., and S. Gavrileta. 2013. Evolution of manipulated behavior. *American Naturalist* 182 (4): 439–451.

Gottschall, J., and D. S. Wilson, eds. 2005. *The Literary Animal: Evolution and the Nature of Narrative* (Evanston, IL: Northwestern University Press).

Halevy, N., and E. Halali. 2015. Selfish third parties act as peacemakers by transforming conflicts and promoting cooperation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (22): 6937–6942.

Heinrich, B. 2001. *Racing the Antelope: What Animals Can Teach Us About Running and Life* (New York: Cliff Street).

Hilbe, C., B. Wu, A. Traulsen, and M. A. Nowak. 2014. Cooperation and control in multiplayer social dilemmas. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (46): 16425–16430.

Hoffman, M., E. Yoeli, and M. A. Nowak. 2015. Cooperate without looking: Why we care what people think and not just what they do. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112 (6): 1727–1732.

Keiser, C. N., and J. N. Pruitt. 2014. Personality composition is more important than group size in determining collective foraging behaviour in the wild. *Proceedings of the Royal Society B* 281 (1796): 1424–1430.

Leadbeater, E., J. M. Carruthers, J. P. Green, N. S. Rosen, J. Field. 2011. Nest inheritance is the missing source of direct fitness in a primitively eusocial insect. *Science* 333 (6044): 874–876.

LeBlanc, S. A., and K. E. Register. 2003. *Constant Battles: The Myth of the Peaceful, Noble Savage* (New York: St. Martin's Press).

Liu, J., R. Martinez-Corral, A. Prindle, D.-Y. D. Lee, J. Larkin, M. Gabalda-Sagarra, J. Garcia-Ojalvo, and G. M. Süel. 2017. Coupling between distant biofilms and emergence of nutrient

time-sharing. *Science* 356 (6338): 638–642.

Macfarlan, S. J., R. S. Walker, M. V. Flinn, and N. A. Chagnon. 2014. Lethal coalitionary aggression and long-term alliance formation among Yanomamö men. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (47): 16662–16669.

Martinez, A. E., and J. P. Gomez. 2013. Are mixed-species bird flocks stable through two decades? *American Naturalist* 181 (3): E53 – E59.

Mesterton-Gibbons, M., and S. M. Heap. 2014. Variation between self– and mutual assessment in animal contests. *American Naturalist* 183 (2): 199–213.

Miller, M. B., and B. L. Bassler. 2001. Quorum sensing in bacteria. *Annual Review of Microbiology* 55: 165–199.

Muchnik, L., S. Aral, and S. J. Taylor. 2013. Social influence bias: A randomized experiment. *Science* 341 (6146): 647–651.

Opie, C., et al. 2014. Phylogenetic reconstruction of Bantu kinship challenges main sequence theory of human social evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (49): 17414–17419.

Rand, D. G., M. A. Nowak, J. H. Fowler, and N. A. Christakis. 2014. Static network structure can stabilize human cooperation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (48): 17093–17098.

Roes, F. L. 2014. Permanent group membership. *Biological Theory* 9 (3): 318–324.

Suderman, R., J. A. Bachman, A. Smith, P. K. Sorger, and E. J. Deeds. 2017. Fundamental trade-offs between information flow in single cells and cellular populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 114 (22): 5755–5760.

Thomas, E. M. 2006. *The Old Way: A Story of the First People* (New York: Farrar, Straus and Giroux).

Tomasello, M. 1999. *The Cultural Origins of Human Cognition* (Cambridge, MA: Harvard University Press).

Wiessner, P. W. 2014. Embers of society: Firelight talk among the Ju/'hoansi Bushmen. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (39): 14027–14035.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press), p. 39.

Wilson, E. O. 2012. *The Social Conquest of Earth* (New York: Liveright).

Wilson, E. O. 2014. *The Meaning of Human Existence* (New York: Liveright).

Wilson, M. L., et al. 2014. Lethal aggression in *Pan* is better explained by adaptive strategies than human impacts. *Nature* 513 (7518): 414–417.

Wrangham, R. W. 2009. *Catching Fire: How Cooking Made Us Human* (New York: Basic Books).

Wrangham, R. W., and D. Peterson. 1996. *Demonic Males: Apes and the Origins of Human Violence* (Boston: Houghton Mifflin).

Словарь терминов

Ardipithecus ramidus – вид ископаемых гоминид, который некоторыми исследователями считается древнейшим предком человека. Жил в раннем плиоцене примерно 4,4 млн лет назад, в тропических лесах, был способен к прямохождению и лазанию по деревьям, питался фруктами и орехами. Череп ардипитеков занимает промежуточное положение между шимпанзе и австралопитеками.

С3-фотосинтез – наиболее древний метаболический путь фиксации атмосферного углерода растениями. Световая и темновая фазы фотосинтеза протекают в одних и тех же участках листьев. Первым продуктом фотосинтеза является трехуглеродное (С3) соединение – фосфоглицериновая кислота. С3-фотосинтез характерен для большинства видов современных растений.

С4-фотосинтез – один из метаболических путей фиксации атмосферного углерода

растениями. Световая и темновая фазы фотосинтеза протекают в разных участках листьев. Первыми продуктами являются соединения с четырьмя атомами углерода (С4) – щавелевоуксусная кислота и яблочная кислота (малат). С4-растения способны расти в более засушливых местообитаниях, по сравнению С3-растениями, при высоких температурах, в условиях засоления и недостатка углекислого газа. С4-фотосинтез характерен для многих тропических и субтропических растений, в том числе для некоторых важных культурных видов – сахарного тростника, просо, сорго и кукурузы.

Homo erectus (человек прямоходящий) – вид ископаемых гоминид, который считается непосредственным предшественником современных людей. Представители вида объединялись в большие устойчивые семейные коллективы – «первобытное стадо», использовали каменные орудия труда. Судя по последним находкам, *Homo erectus* могли дожить до появления современных людей.

Homo habilis (человек умелый) – вид ископаемых гоминид, первый представитель рода *Homo* , по мнению ряда исследователей – высокоразвитый австралопитек. Приспособлен к прямохождению, использовал орудия труда, преимущественно кварцевые.

Homo naledi – вид ископаемых гоминид. По разным оценкам, жил в период около 3 млн – 300 000 лет назад. По строению представители вида похожи на ранних представителей рода *Homo* , но объем мозга ближе к австралопитекам.

Homo sapiens (человек разумный) – вид современных гоминид, единственный ныне живущий представитель рода *Homo* . От современных человекообразных обезьян отличается анатомическими особенностями, относительно высоким уровнем развития материальной и нематериальной культуры (включая изготовление и использование орудий труда), способностью к членораздельной речи и крайне развитому абстрактному мышлению.

Аберрация – 1) в генетике – изменения линейной структуры хромосом, вызванные их разрывом с перераспределением, утерей или частичным удвоением генетического материала; 2) в морфологии и физиологии – всякое отклонение в строении и функциях органа (ткани) от типичного образца, индивидуальные отклонения от нормы.

Австралопитеки – род ископаемых высших приматов, многими учеными относится к ранним гоминидам, от которых около 2 млн лет назад произошел род *Homo* . Выделяют несколько видов австралопитеков, обладающих признаками прямохождения и антропоидными чертами в строении черепа.

Адаптивная радиация – эволюция родственных групп организмов, происходящая в различных направлениях и связанная с различными способами их приспособления к условиям среды (выбором различных адаптивных стратегий). Иногда различия могут достигнуть такого уровня, что возникает новый отдельный вид. Адаптивную радиацию рассматривают как процесс эволюционного образования видов от одного общего предка.

Аллель – одно из возможных структурных состояний гена. Аллели – различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом и определяющие альтернативные варианты развития одного и того же признака. Нормальные диплоидные соматические клетки содержат два аллеля одного гена.

Альтруизм – стремление помочь другим, не задумываясь о собственной выгоде, иногда в ущерб своим собственным интересам; желание заботиться об окружающих, не ожидая ответной благодарности.

Арахнофоб – человек, страдающий арахнофобией – боязнью паукообразных (самая распространенная фобия, частный случай зоофобии).

Аргус – в древнегреческой мифологии – великан-сторож, во время сна некоторые из его глаз были открыты; в переносном смысле – бдительный неусыпный страж; большой аргус – крупная птица семейства фазановых из лесов Юго-Восточной Азии, с многочисленными глазчатыми пятнами на маховых перьях.

Бенефициар – выгодоприобретатель.

Вирулентность – степень способности данного инфекционного агента (штамма

микроорганизма или вируса) заражать данный организм; количественная мера патогенности, определяющая, насколько эффективно конкретный микроорганизм способен вызывать заболевание.

Внутригрупповой фаворитизм – предпочтение собственной группы, стремление каким-либо образом содействовать членам собственной группы в противовес членам другой группы. Внутригрупповой фаворитизм часто является предпосылкой возникновения конфликтов, но одновременно выполняет необходимую для группы функцию создания или поддержания позитивной групповой идентичности.

Галл – патологическое образование на органе растения, вызываемое вирусами, бактериями, грибами, но чаще – членистоногими или галлообразующими нематодами.

Ген – наследственный фактор, функционально неделимая единица наследственного материала, ответственная за формирование какого-либо элементарного признака; участок молекулы ДНК (у некоторых вирусов РНК), задающий последовательность определенного полипептида либо функциональной РНК.

Геном – совокупность генов, содержащихся в гаплоидном (одинарном) наборе хромосом данного вида организмов. Диплоидные организмы содержат 2 генома – отцовский и материнский.

Генотип – совокупность генов клетки или организма; совокупность наследственных факторов организма.

Гоминиды – самое высокоорганизованное семейство человекообразных обезьян. Классификация гоминид вызывает много споров. Ранее в семейство гоминид включали современного человека, его предшественников – палеоантропов (неандертальцы и др.) и архантропов (питекантропы и др.), а также, по мнению большинства ученых, австралопитековых. По господствующему представлению, гоминиды – ветвь высших приматов, которая после отделения ее от общего с понгидами (высшие узконосые обезьяны: орангутаны, гориллы, шимпанзе) ствола привела к возникновению *Homo sapiens* . В современной систематике людей и три ветви человекообразных обезьян принято относить к большому семейству гоминид, в котором выделяют два подсемейства: понгины (орангутаны) и гоминины (люди, гориллы и шимпанзе).

Гоминины – подсемейство высокоорганизованных человекообразных обезьян, к которому относится человек современного типа и его непосредственные предшественники, а также гориллы и шимпанзе.

Груминг – комфортное поведение млекопитающих, выражающееся в уходе за мехом и адресованное другой особи. Груминг характерен для видов, образующих колониальные поселения (сурки и луговые собачки) или мобильные замкнутые группы (многие приматы). Груминг служит механизмом поддержания иерархии и элементом полового поведения.

Групповой отбор – форма естественного отбора, дающая преимущество группам из двух и более особей по сравнению с отдельными особями. При этом некоторый аллель гена может зафиксироваться или распространиться в группе особей, давая ей эволюционное конкурентное преимущество по отношению к другим группам особей того же вида. При групповом отборе в эволюции могут закрепляться признаки, благоприятные для группы в целом, но не всегда благоприятные для особей.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) – макромолекула, обеспечивающая хранение, передачу из поколения в поколение и реализацию генетической программы развития и функционирования живых организмов. Молекула ДНК хранит биологическую информацию в виде генетического кода, состоящего из последовательности нуклеотидов. ДНК содержит информацию о структуре различных видов РНК и белков.

Естественный отбор – основной эволюционный процесс, в результате действия которого в популяции увеличивается число особей, обладающих максимальной приспособленностью (наиболее благоприятными признаками) к данным условиям среды, в то время как количество особей с неблагоприятными признаками уменьшается.

Импринтинг (запечатление) – специфическая форма обучения, закрепление в памяти

признаков объектов при формировании или коррекции врожденных поведенческих актов. Мозг способен надолго сохранять зрительные, слуховые и прочие образы. Импринтинг осуществляется в строго определенном «критическом» периоде жизни (обычно вскоре после рождения), и его последствия чаще всего необратимы.

Индивидуальный отбор – форма естественного отбора, дающая преимущество отдельным особям с признаками, наиболее подходящими к данным условиям среды. Индивидуальный отбор широко применяется в селекции (по хозяйственно ценным признакам, выносливости, экстерьеру) как форма искусственного отбора, при котором сохраняются особи с нужными признаками.

Интроспективный метод – метод психологического исследования, который заключается в наблюдении собственных психических процессов без использования каких-либо инструментов или эталонов; сознательное самонаблюдение, самоанализ, метод углубленного исследования и познания человеком актов собственной активности.

Каста – группа функционально и обычно морфологически обособленных особей в колонии общественных насекомых (например, каста рабочих особей, солдат и др.).

Клональная колония – группа генетически идентичных особей; группа растений, грибов или бактерий, выросших в одном месте, размножившихся вегетативным, а не половым путем.

Коалиция – временный союз, добровольное объединение нескольких особей или групп для достижения определенной цели.

Кооперация – форма сотрудничества, тип взаимоотношений между организмами, при котором они координируют свои действия для достижения общей цели (строительство убежища, добыча пищи, забота о потомстве, защита от хищников и т. п.). Внутривидовая кооперация характерна для животных, ведущих групповой образ жизни.

Коэволюция – совместная эволюция взаимодействующих биологических видов. Изменения, затрагивающие какие-либо признаки особей одного вида, приводят к изменениям у другого или других видов.

Лабиринтодонты – подкласс вымерших амфибий, обитавших около 390–150 млн лет назад. Крупные хищники с острыми зубами. Разные виды лабиринтодонтов имели разную степень зависимости от водной и от сухопутной среды обитания.

Локомоция – способ передвижения животных в пространстве (плавание, полет, ходьба и др.); совокупность генетически запрограммированных, координированных движений, с помощью которых происходит передвижение.

Мандибулы – первая пара челюстей ракообразных, многоножек и насекомых; видоизмененные головные конечности, осуществляющие размельчение пищи (грызущий ротовой аппарат) или прокалывание добычи и всасывание жидкой пищи (колюще-сосущий аппарат).

Метаплевральная железа – специфическая железа внешней секреции, характерная только для муравьев, выполняющая в основном защитную антибиотическую функцию, иногда может также выделять феромоны тревоги и репелленты для защиты от врагов.

Митохондрии – двумембранный органоид эукариотической клетки, основная функция которого – окисление органических соединений и использование освобождающейся при их распаде энергии; энергетическая станция клеток.

Моббинг – демонстративное действие животных против возможного врага, преимущественно другого вида.

Мозаичная эволюция – одна из форм эволюции организмов, при которой изменения происходят в некоторых частях тела или системах без одновременного изменения в других частях тела или с неравномерным их темпом; эволюция, характеризующаяся разной скоростью протекания внутри и между видами.

Мурмурация – природное явления, когда птицы собираются в большие стаи и образуют в полете сложные меняющиеся объемные формации.

Мутация – стойкое (то есть такое, которое может быть унаследовано потомками

данной клетки или организма) изменение генома. Мутации бывают геномными (изменение числа целых хромосом в геноме), хромосомными (крупные перестройки структуры отдельных хромосом), генными (изменения первичной структуры ДНК).

Наследуемость – доля фенотипической изменчивости в популяции, обусловленная генетической изменчивостью (в отношении к определенному качественному или количественному признаку).

Нуклеотиды – органические вещества (фосфорные эфиры нуклеозидов), являются компонентами различных биологически активных соединений, строительным материалом для нуклеиновых кислот (ДНК и РНК). Последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК определяет запись генетической информации и в конечном счете синтез определенных клеточных белков.

Паралингвистические сигналы – неязыковые (невербальные) средства общения, сопровождающие устную или письменную речь или заменяющие ее в определенных условиях (интонация, тембр, жестикуляция, мимика, распределение ударений и пауз в высказывании, почерк и др.). У животных такими сигналами могут быть взаимное расположение в пространстве, позы, жесты, мимика, контакт глаз, прикосновения, запахи, громкость и ритмичность звуков и др.

Петиоль – стебелек, особый сегмент тела насекомых, соединяющий брюшко и грудь. Тонкий стебелек, создающий «осиную талию», является отличительным признаком муравьев, пчел, ос, шмелей и других представителей подотряда стебельчатобрюхих отряда перепончатокрылых.

Прокариоты – одноклеточные живые организмы (бактерии, археи), не обладающие (в отличие от эукариот) оформленным клеточным ядром и другими внутренними мембранными органоидами (такими как митохондрии или эндоплазматический ретикулум, за исключением плоских цистерн у фотосинтезирующих видов, например у цианобактерий). Прокариоты не развиваются и не дифференцируются в многоклеточную форму.

Реципрокность – форма уравнительного распределения в первобытных обществах – горизонтальный внерыночный обмен на принципах взаимности (взаимообмен, эквивалентный обмен) в пределах данной общности (чужаки в реципрокации принимать участия не могли); часто отождествляется с дарообменом.

Рибосома – важнейший немембранный органоид живой клетки, имеющий округлую форму и служащий для биосинтеза белка из аминокислот по заданной матрице на основе генетической информации, предоставляемой матричной РНК.

Симбионты – организмы разных биологических видов, находящиеся в симбиозе, то есть в тесных взаимоотношениях, при которых оба из них получают для себя пользу.

Социальная эволюция – процесс постепенного развития общества и его элементов от простейших форм к сложным; процесс отбора и приспособления темперамента и образа мышления, происходящий под нажимом обстоятельств, складывающихся при жизни в сообществе.

Субпопуляция – внутри популяции или вида группа скрещивающихся между собой особей с сильно ограниченной миграцией.

Таксономический – понятие биологической систематики, описывающее уровень в иерархически организованной системе живых организмов.

Триба – таксономическая категория в биологической систематике, стоящая в иерархии ниже семейства и выше рода.

Трибализм – форма групповой обособленности, характеризуемая внутренней замкнутостью и исключительностью, обычно сопровождаемая враждебностью по отношению к другим группам; культурно-бытовая, культовая и общественно-политическая племенная обособленность. Одно из проявлений межплеменной вражды. Изначально термин характеризовал систему первобытных, неразвитых обществ.

Фенотип – совокупность внешних и внутренних признаков организма, приобретенных в результате индивидуального развития, формируется на основе генотипа и под

воздействием окружающей среды.

Феромоны – собирательное название веществ – продуктов внешней секреции, обеспечивающих химическую коммуникацию между особями одного вида животных (растения тоже синтезируют феромоны). Феромоны продуцируются специализированными железами и модифицируют поведение, физиологическое и эмоциональное состояние или метаболизм других особей того же вида.

Филогенетический – относящийся к процессу исторического развития мира живых организмов как в целом, так и отдельных групп; связанный с выявлением и прояснением эволюционных взаимоотношений среди разных видов жизни на Земле, как современных, так и вымерших.

Фуражир – тот, кто занимается заготовкой, хранением и распределением корма. У общественных насекомых фуражиры – рабочие особи, занимающиеся поиском добычи и снабжающие колонию припасами.

Химера – организм, состоящий из генетически разнородных клеток. У животных химерами называют организмы, клетки которых происходят от двух и более зигот.

Хромосомы – нуклеопротеидные структуры в ядре эукариотической клетки, в которых сосредоточена бóльшая часть наследственной информации и которые предназначены для ее хранения, реализации и передачи.

Частота встречаемости гена – соотношение аллелей одного локуса в популяции, которое вычисляется из общего числа встречающихся в популяции хромосом, несущих данный ген.

Эгалитарное сообщество – модель общественного устройства, основанного на принципе всеобщей уравнительности, с равными политическими, экономическими и правовыми возможностями всех членов; равные возможности всех членов сообщества.

Экзистенциальные вопросы – вопросы, относящиеся к существованию и смыслу бытия.

Экзоскелет – внешний тип скелета у некоторых беспозвоночных животных, в виде раковины (многие простейшие, моллюски) или кутикулы (хитиновый панцирь членистоногих). Характерной особенностью этих образований является то, что они не содержат клеточных элементов.

Экспрессия генов – процесс, в ходе которого наследственная информация от гена (последовательности нуклеотидов ДНК) преобразуется в функциональный продукт – РНК или белок.

Эмпатия – способность к сопереживанию; способность чувствовать и сознательно понимать эмоции, чувства и состояния других.

Эукариоты – одноклеточные или многоклеточные живые организмы (животные, растения, грибы и простейшие), клетки которых имеют мембранные органеллы, окруженное мембраной ядро и хромосомы, содержащие ДНК.

Эусоциальность – наивысший уровень социальной организации животных, крайне редкое явление у живых организмов. Эусоциальность в первую очередь характеризуется феноменом репродуктивной специализации, что выражается обычно в появлении стерильных членов группы (рабочие особи, солдаты, фуражиры), которые занимаются обслуживанием репродуктивных членов группы. Явление эусоциальности включает морфологические и поведенческие изменения, групповую защиту семьи, вплоть до самопожертвования, перекрывание нескольких поколений животных, совместный уход за потомством. В формировании эусоциальности различают стадии пресоциальности, субсоциальности и др.

Ядерная оболочка – двойная мембрана, окружающая ядро и отделяющая его от цитоплазмы в эукариотических клетках. Ядерные оболочки полностью проницаемы для ионов, для веществ малого молекулярного веса, таких как сахара, аминокислоты, нуклеотиды.



НАУЧНЫЕ ГОСТИНЫЕ
ФОНДА «ТРАЕКТОРИЯ»

Книга, которую вы держите в руках, увидела свет благодаря поддержке Фонда некоммерческих инициатив «Траектория».

С целью популяризации науки в обществе, вовлечения молодежи в процесс познания фонд организует и поддерживает образовательные и научно-популярные мероприятия по всей России, способствует изданию на русском языке качественных научно-популярных книг, реализует программы поддержки учительского сообщества, а также проекты в области культуры и сохранения культурного наследия.

Поддержать «Траекторию» очень просто.

Страничка фонда «Траектория» появилась на **платформе «Нужна помощь»**, а это значит, что организация успешно прошла экспертную проверку благотворительного сообщества и вы теперь сможете **сделать разовое пожертвование** или **помогать фонду ежемесячно** — без лишних затрат времени, без комиссий и безопасно.

Помочь фонду можно, сделав перевод через интернет с банковской карты или электронного кошелька, отправив SMS или распечатав квитанцию с реквизитами для оплаты в банке.

Как помочь: **https://nuzhnapomosh.ru/funds/traektoriya/**



Ваш вклад поможет нам в реализации следующих проектов:

- Проект поддержки научно-популярного книгоиздания «Читальный зал «Траектории»
- Публичные лекции
- Астрофизическая школа «Траектория»
- Зимний методический семинар для учителей астрономии
- «Научная гостиная»
- Онлайн-курсы для студентов и молодых ученых «На пути к успеху в науке»
- Видеотека «Траектория»
- Культурно-этнографический проект «Деревня Гафостров»
- «Династия Нобелей в России: развивая традиции»

Подробнее о деятельности фонда «Траектория» читайте на сайте:
www.traektoriafdn.ru

